Tome 70, nº 33. — Décembre 1963

Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln

(Unter besonderer Berücksichtigung der Limicolen)

von

Lukas R. SCHIESS

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 15 Textabbildungen, 7 Tabellen und 3 Tafeln.

INHALT

I. EINLEITUNG

Diese Arbeit ist im Rahmen der Untersuchungen der Zool. Anstalt Basel über die Morphologie der Vögel entstanden. Spezielles Gewicht wurde in diesen Studien, die sich über drei Jahrzehnte erstrecken, auf die Erforschung der Cerebralisation und Ontogenese gelegt, denn diese sind in besonderer Weise dazu geeignet, unsere Kenntnisse über die Ranghöhe der einzelnen Formen, und damit über den phylogenetischen Entwicklungsgrad, zu erweitern.

Während die Systematik der Säuger die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge einigermassen wiedergibt, glauben einige Forscher, bei den Vögeln auf einen stammesgeschichtlichen Aufbau der Systematik verzichten zu müssen. Dieser Auffassung steht die Überzeugung gegenüber, dass sich bei Berücksichtigung eines Maximums von Faktoren phylogenetische Schlüsse ziehen lassen, die mit der Zeit zu einem natürlichen System führen können. In diese Fragestellung ordnet sich die hier vorliegende Studie ein, die sich mit einem Aspekt der postembryonalen [1] Ontogenese, nämlich dem Aufbau der Körperproportionen befasst.

Die Abstammung der Vögel von den Reptilien darf als gesichert gelten. Wir können also Eigenschaften der Vögel, die schon bei den Reptilien allgemein und in entsprechender Weise ausgebildet sind, als ursprünglich bewerten.

Den Reptilien ähnlich wachsen die ursprünglichsten Nestflüchter gleichmässig heran. Die Entwicklung wird im Zusammenhang mit der Warmblütigkeit beschleunigt. Mit dem Nesthocker vom Singvogeltyp ist die extremste Abwandlung erreicht: stärkste Verschiedenheit zwischen Altvogel und Nestling bei grosser, geradezu parasitärer Abhängigkeit der Jungen. Sowohl bei Nesthockern als auch bei Nestflüchtern können extreme Proportionen aufgebaut werden. Bei letzteren kann aber der Aufbau langer Glieder, wegen der beschleunigten Ontogenese der Vögel, nicht in reptilienähnlicher Weise erfolgen. Die Reptilien erreichen ihre Grenzgrösse erst nach lange dauerndem Aufbau und werden lange vor deren Erreichen geschlechtsreif. Vögel dagegen bauen ihre Adultgrösse rasch auf und erwerben damit in relativ kurzer Zeit die Flugfähigkeit, die ihnen erst die volle Aktivität ermöglicht (wir wollen hier von den sekundär flugunfähigen Formen absehen). Die Geschlechtsreife erreichen die Vögel erst spät, bei einzelnen Formen sogar mehrere Jahre, nachdem sie ausgewachsen sind.

Der Aufbau der Endgestalt wird im Gegensatz zu Reptilien durch ungleichmässiges, allometrisches Wachstum erreicht. Beim Ausschlüpfen ist das Küken dem Erwachsenen mit steigender Evolution unähnlicher. Eine Folge dieser Veränderung, die post-

[1] Den Begriff postembryonal verwende ich in einem allgemeineren Sinne für die Periode zwischen Schlüpfmoment und Wachstumsende. Als Abschluss gilt im allgemeinen das Ende des Handschwingenwachstums, wenn nicht andere Körpermasse länger wachsen.

embryonale Umproportionierung, wurde schon früh bemerkt und bildete Gegenstand verschiedener Untersuchungen:

An verschieden alten Nestlingen prüfte Schaub (1907) das Wachstum der Ardeiden. Kramer (1953, 1959) untersuchte den Verlauf des Wachstums an Möven und Tauben. Maschlanka (1954) stellte Versuche über den Einfluss der Ernährung auf das Wachstum bei Silbermöven an. Dinnendahl und Kramer (1957) und Meunier (1958) studierten die Beziehung zwischen Adultgestalt und Wachstum.

Der Schlüpfmoment erhält bei Vögeln wie bei Reptilien eine besondere Bedeutung als Abschluss der Embryonalperiode und als Beginn des Lebens in einer völlig neuen Umwelt. Das Verlassen des Eies ist einer der kritischen Zeitpunkte der Vogelontogenese, da hier bedeutende Umstimmungen der Wachstumsvorgänge stattfinden.

Es schien uns deshalb eine Untersuchung wert, die Beziehung zwischen Ontogenesetypus und morphologischer Ausformung der Proportionen im Schlüpfmoment zu prüfen. Zusätzlich habe ich bei den Limicolen das Wachstum während der postembryonalen Periode studiert, da diese Gruppe eine grosse Zahl von Varianten zeigt.

An dieser Stelle möchte ich meinem geschätzten Lehrer Professor A. Portmann danken für den Anstoss zu dieser Arbeit und für seine wertvollen Ratschläge wie auch für seine hilfreiche Kritik bei der Abfassung des Manuskriptes.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Dr. Luc Hoffmann, La Tour du Valat, ohne dessen grosszügige Gastfreundschaft und praktische Unterstützung diese Untersuchung nicht zustande gekommen wäre.

Herr Dr. E. Sutter stellte mir in zuvorkommender Weise Material aus dem Naturhistorischen Museum zur Verfügung und Herr Dr. Hans Wackernagel gab mir wertvolle Ratschläge, die mir bei der Aufzucht der Limicolen sehr zustatten kamen. Auch diesen Herren sowie allen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, bin ich zu Dank verbunden.

II. MATERIAL UND METHODE

Zur Gegenüberstellung der Schlüpfgestalten wurden die Proportionen beim Ausschlüpfen bei systematisch verschiedenen Gruppen ausgemessen. Aus den reichen Beständen der Zoologischen Anstalt Basel nahm ich die teils in Formol, teils in Alkohol fixierten

Jungvögel europäischer Arten im Schlüpfmoment zum Untersuchen und Messen. Im ganzen waren es 137 Exemplare aus 40 Arten. Alle Arten, die nur in einem Exemplar verfügbar waren, wurden zwar für den allgemeinen Vergleich benützt, werden aber in den Tabellen nicht aufgeführt.

Es standen mir ferner noch 2 Exemplare von *Megapodius freycinet* aus dem Naturhistorischen Museum in Basel zur Verfügung, die kurz nach dem Schlüpfen gesammelt worden waren. Auch konnte ich dort zur Ergänzung die Balgsammlung konsultieren und zahlreiche Messungen vornehmen.

Zur Untersuchung des Wachstums der Limicolen habe ich folgende Arten aufgezogen:

9 Ex. *Charadrius alexandrinus* (Seeregenpfeifer)
3 Ex. *Tringa totanus* (Rotschenkel)
4 Ex. *Recurvirostra avosetta* (Säbelschnäbler)
4 Ex. *Himantopus himantopus* (Stelzenläufer)
2 Ex. *Burhinus oedicnemus* (Triel)

Stark angebrütete Eier wurden in den Brutkasten verbracht und dort ausgebrütet. Kurz nach dem Schlüpfen wurden die Jungen gemessen und gewogen. Da sie sehr wärmebedürftig sind, wurden sie unter einer Infrarotlampe gehalten, die durchgehend brannte. Nach dem Durchbrechen der Konturfedern brachte ich die Vögel in eine Freivolière. Bis zum Abschluss des Wachstums wurden sie im Abstand von zwei und mehr Tagen gemessen und gewogen. Als Ergänzung dazu konnte ich in den Brutgebieten aufgefundene frischgeschlüpfte Jungvögel messen. Auch zahlreiche Limicolen auf dem Durchzug, die zur Beringung gefangen wurden, mussten Messungen über sich ergehen lassen.

Aus früheren Aufzuchten aus der Zoologischen Anstalt Basel standen mir eine grosse Anzahl von Messungen zur Verfügung. Diese zusätzlichen Angaben ermöglichten mir auch bei *Vanellus vanellus* (Kiebitz) und *Glareola pratincola* (Brachschwalbe), das postembryonale Wachstum der Extremitäten zu prüfen. Zum Vergleich zog ich verschiedene Seeschwalben auf. Sämtliche aufgezogenen Arten sind Brutvögel des Rhonedeltas und wurden auch dort untersucht. Die Aufzuchten konnte ich in den Jahren 1959 und 1960 auf der Station biologique de la Tour du Valat durchführen.

Die Messungen betreffen folgende Masse:

Kopflänge: von der Schnabelspitze bis zur Occipitalregion.

Schnabellänge: von der Spitze bis zum dorsalen Federansatz.

Unterschenkel und Tibiotarsus (Lauf): die Knochenlänge.

Mittelzehe: vom Ansatz bis zur Krallenspitze.

Diese 3 Masse ergeben die Beinlänge.

Unterarm: vom Ellbogen bis zum Handgelenk.

Hand: bis zur Fingerspitze (unter erster und zweiter Handschwinge).

Beide zusammen werden als Flügelskelett bezeichnet.

zweite Handschwinge.

zweite Armschwinge.

Flügellänge: vom Bug bis zur Spitze der längsten Handschwinge unter grösstmöglicher Streckung.

Körperlänge: von der Pygostylspitze bis zu den letzten Halswirbeln, die den Rumpf nicht mehr überragen. Es muss darauf geachtet werden, dass der zu messende Vogel möglichst flach zu liegen kommt. Da dieses Mass etwas stärker variiert, wurde meist das Mittel aus drei Messungen genommen (s. Fig. 1).

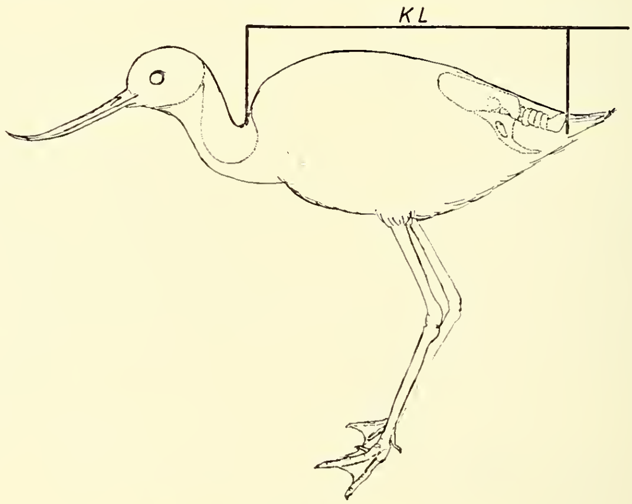


FIG. 1.
Das Messen der Körperlänge (KL).

Um verschieden grosse Vögel zu vergleichen, wurden viele Methoden angewandt. SCHAUB verglich die Wachstumsgeschwin-

digkeiten der Extremitäten mit der Zunahme der dorsalen Rumpfwirbel bei seinen fixierten Nestlingen von Reihern. MEUNIER, der die Allometrie der Flügel studierte, verwendete Gewicht und Wirbelsäulenlänge als Vergleichsmass. KRAMER (1953 und später) nahm die Summe von 8 bzw. 11 Masstrecken zur Basis seiner Untersuchungen.

Die Methode von SCHAUB lässt sich nur an fixierten Tieren durchführen und kam daher für meine Untersuchungen nicht in Betracht.

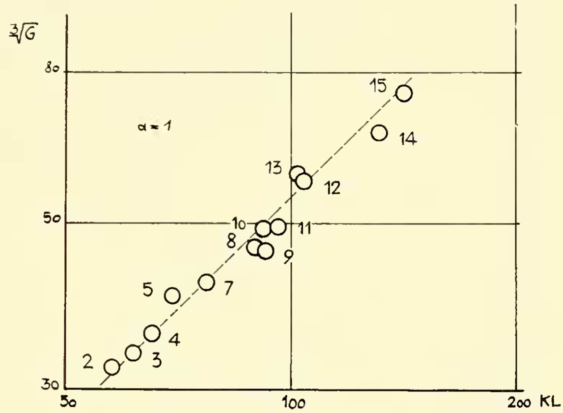


FIG. 2.

Das Verhältnis von Körperlänge und Gewicht auf die gleiche Potenz gebracht, ist bei den ausgewachsenen Limicolen proportional. 2—15 vergl. Fig. 5.

Das Körpergewicht ist grossen Schwankungen unterworfen und kann nur dann zu befriedigenden Ergebnissen führen, wenn eine grosse Zahl von Tieren gewogen und der Durchschnitt genommen werden kann.

Die Methode KRAMERS ist wohl die genaueste, doch müssen jeweils die Werte des zu untersuchenden Organes von der Bezugsgrösse wieder abgezogen werden. Da diese Methode sehr umständlich ist und für einzelne Darstellungen nicht verwendet werden kann (Schlüpfstadienvergleich), musste ich anders vorgehen. Auf der Suche nach einem Vergleichsmass stiess ich bei MEUNIER (1959) auf das Mass der Rumpflänge. Er stellte an frisch abgebalgten Vögeln die Wirbelsäulenlänge vom Atlas bis zum Sacrum fest und zog davon die Länge des Halses bis zu den letzten, den Rumpf

nicht überragenden Halswirbeln ab. Auf das lebende Tier übertragen, ergab sich daraus die Körperlänge unter Einbeziehung des Schwanzteils der Wirbelsäule. Damit war eine Messtrecke gefunden, die repräsentativ für die Gesamtgrösse der einzelnen Individuen im jeweiligen Wachstumsstadium gelten konnte. Mit dem Gewicht verhält sich, auf gleiche Potenz gebracht, die Körperlänge ungefähr isometrisch (Fig. 2).

Die Darstellungsweise bei den Fig. 2, 5, 6, 9, und 10 ist doppelt logarithmisch, so dass man den Allometriegrad direkt aus dem Anstiegswinkel der Geraden messen kann. Der Tangens der Anstiegswinkels ergibt die Konstante α in der Allometrieformel von Huxley $y = bx^{\alpha}$. Verhalten sich die verglichenen Grössen proportional zueinander, so ist der Anstiegswinkel 45°, d. h. $\alpha = 1$.

III. SCHLÜPFSTADIEN-VERGLEICH

Der Vogelkeim muss sich im engbegrenzten Raum seiner Eischale entwickeln und erhält, abgesehen vom Gasaustausch, keine Stoffe von aussen zugeführt. Als einzige Vertebratenklasse weisen die Vögel keine viviparen Formen auf. Die Proportionen des Embryos können daher nie die durch die Eischale gegebenen Dimensionen durchbrechen. Im Uterus der Säuger dagegen sind die Raumverhältnisse nicht allseitig fest begrenzt. Es kann entweder eine grosse Zahl von Jungen getragen werden, die mit geringer Grösse zur Welt kommen, wie bei den primären Formen (Nesthocker), oder es werden wenige, ev. nur ein einziges Junges geboren, das über ähnliche Proportionen wie seine Eltern verfügt (Nestflüchter). Sogar bei so extremen Gestalten wie z. B. den Giraffen besitzen schon die Neugeborenen relativ längere Extremitäten als ihre Eltern. Bei einem extrem proportionierten Vogel aber, wie z. B. dem Storchen, ist von seinen langen Beinen beim Schlüpfen noch nicht mehr aufgebaut als bei einem Vogel ähnlicher Adultgrösse mit kurzen Beinen. Der grösste Teil des Extremitätenwachstums muss daher in der Postembryonalzeit geleistet werden. Ich will versuchen, einen Einblick in die Beziehung zwischen Schlüpfproportionen und Ontogenesemodus einerseits und der Postembryonalzeit andererseits zu erhalten durch einen Vergleich der Vogelgestalt beim Ausschlüpfen bei verschiedenen Gruppen.

Diesen Vergleich möchte ich mit der Gegenüberstellung von *Megapodius* und *Sturnus* beginnen, dh. zwei extremen Vertretern des Nestflüchter- resp. Nesthocker-Typus. (s. Fig. 3).

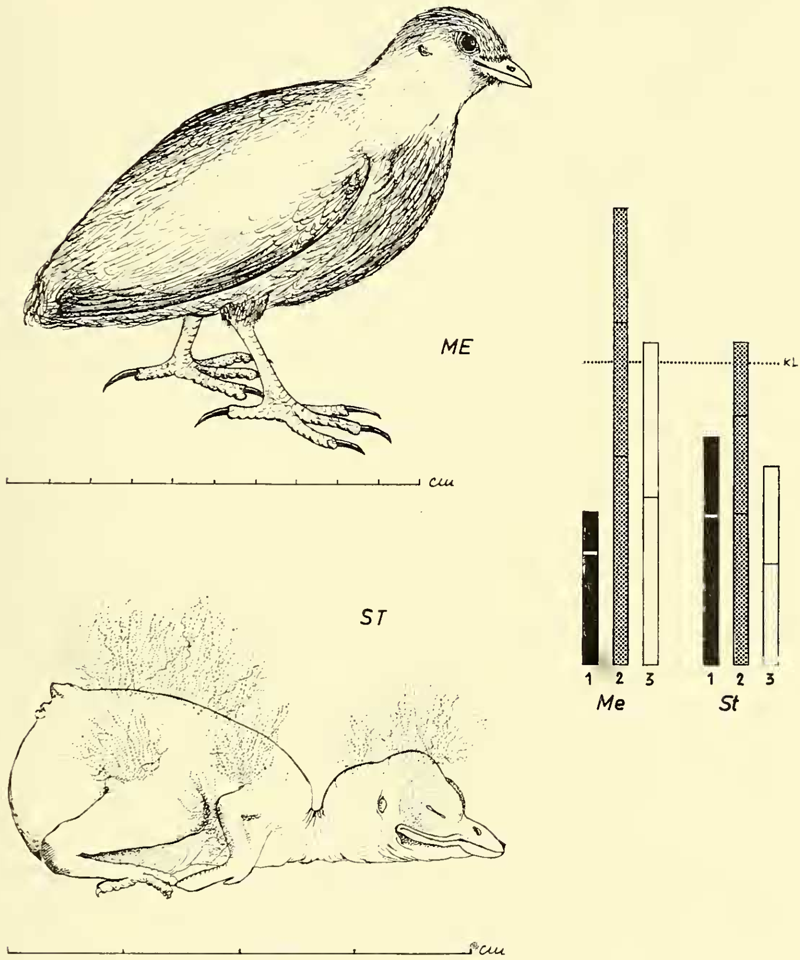


FIG. 3.

Grossfusshuhn und Star im Schlüpfstadium und ihre Proportionen schematisch. Me = *Megapodius freycinet*, St = *Sturnus vulgaris*, KL = Körperlänge, 1 Kopf (Schädel + Schnabel), 2 Bein (Unterschenkel + Tarsus + Mittelzehe), 3 Flügelskelett (Unterarm + Hand).

A. Nestflüchter

Unter den recenten Vögeln sind die *Megapodiden* (Grossfusshühner) wahrscheinlich die ursprünglichste Vogelgruppe.

Während Stresemann (1927-1934) das Bebrüten der Eier als ein primäres Vogelverhalten betrachtet und dessen Verlust bei den Megapodiden als sekundäre Erscheinung beurteilt, sieht Franz (1924) im Fehlen der Bebrütung einen Primitivzug. Er nimmt aber an, dass der weitentwickelte Schlüpfzustand eine sekundäre Erscheinung sei. Portmann (1935, 1955) findet eine weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Reptilientyp der Postembryonalentwicklung und den Verhältnissen bei Megapodius. In der Tat findet sich bei keiner andern Vogelgruppe eine solch weitgehende Summierung von ontogenetischen Primitivmerkmalen wie gerade bei den Megapodiden, speziell in der Gattung *Megapodius*. Die Embryonalentwicklung dauert lange; das Nest ist im typischen Falle primitiv und am Boden, die Eier sind relativ sehr gross. Die Jungen gleichen im Schlüpfmoment den Eltern und sind vollkommen selbständig und unabhängig. Sie tragen ein Federkleid aus Konturfedern, die nach Becker (1959) eine eigene Federgeneration bilden und dem Dunenkleid anderer Nestflüchter entsprechen. Dieses erste Federkleid ermöglicht eine frühe Flugfähigkeit, die schon bald nach dem Schlüpfen erreicht wird. Das Gehirn hat im Schlüpfmoment massenmässig einen hohen Anteil des Erwachsenen erreicht, und die einzelnen Gehirnteile sind ähnlich weit differenziert (Sutter 1950). Die Eltern kümmern sich in keinem Fall mehr um die Jungen; diese sind sich selbst überlassen und entwickeln sich nur langsam, da alle Organe in arttypischer Weise zur selbständigen Erhaltung gebraucht werden. Die einzelnen Teile des Megapodidenkörpers wachsen daher parallel und gleichmässig.

Tabelle 1 vergleicht die Schlüpfzustände verschiedener Vögel in Beziehung zu ihrer Adultgestalt. Die Vermehrungsfaktoren liegen für *Megapodius fr.* sehr nahe beieinander (Vervielfachung um $2 \pm {}^1/_5$). Das Flügelskelett ist etwas weiter fortgeschritten als das Bein. Dem Gehirn kommt der geringste Vermehrungsfaktor aller untersuchten Vögel zu. Auch er liegt hier nahe bei den Werten für die Extremitäten.

Tabelle 1.

Vermehrungsfaktoren.

	Schnabel	Tarsus	Zehe	Arm	Hand	Hemisphären
Megapodius freycinet . . .	1,82	2,16	2,17	1,8	1,8	(2,5 *)
Coturnix coturnix	2,1	2,06	2,05	3,2	3,14	3,17
Vanellus vanellus	2,3	1,9	1,5	4,97	4,7	3,15
Recurvirostra avosetta . . .	5,2	3	2	4,9	5,2	
Burhinus oedicnemus . . .	2,95	3,2	2,4	4,75	4,85	
Sterna hirundo	3,14	1,5	1,5	4,28	4,41	
Turdus merula	3,2	2,66	2,38	2,35	2,7	13,89
Sturnus vulgaris	2,72	2,63	2,12	2,32	2,42	17,7

* Angabe gilt für Totalhirn.

Die Hühner im allgemeinen haben beim Ausschlüpfen einen grossen Hirnanteil am Körpergewicht und einen hohen Trockensubstanzgehalt des Gehirns, d. h. die Markscheidenbildung ist fortgeschritten, es ist funktionsbereit. Während der Embryonalzeit durchläuft das Gehirn die Zeiten grössten Wachstums und grösster Formwandlung. Postembryonal nimmt der Hirnanteil am Körpergewicht rasch ab. Das Wachstum besteht in einer Vergrösserung ohne wesentliche Formänderung (Sutter 1948).

Im Schlüpfmoment sind die Körperproportionen von *Megapodius* ausgezeichnet durch eine beträchtliche Grösse des Beines und durch eine Kopflänge, die nur der halben Körpergrösse entspricht, wobei der Schädelteil nur rund bis zur Hälfte des Unterschenkels reicht. Bezeichnend ist besonders auch das Flügelskelett (Unterarm und Hand), das die Körperlänge übertrifft und sogar schon entfaltete Schwungfedern trägt (Fig. 3).

Diese Kriterien charakterisieren einen Schlüpfzustand von reptilienähnlicher Ausbildung, die wir hier nochmals kurz zusammenfassen wollen: Der Jungvogel weicht vom erwachsenen nur gering ab, das Wachstum ist gleichmässig für alle Extremitäten. Im Schlüpfmoment ist er ausgezeichnet durch einen kurzen Kopf (bedeutend kürzer als der Unterschenkel), lange Beine und durch ein Flügelskelett, das den Körper an Länge sogar übertrifft und schon mit Schwungfedern versehen ist. Schon in den ersten Tagen kann der junge Vogel über kürzere Strecken fliegen. Die Eltern kümmern sich nicht mehr um das geschlüpfte Junge.

Der aus dem Ei kommende *Megapodius* ist in ökologischer Betrachtung der vollständigste Nestflüchter aller lebenden Vögel; in phylogenetischer Deutung ist der Entwicklungsmodus erhalten, welcher dem Reptilientyp am nächsten steht.

B. Nesthocker

Betrachten wir nun als Gegensatz dazu einen Singvogel, so treffen wir auf ganz andere Verhältnisse.

Der schlüpfende Jungvogel repräsentiert den Typ des höchst evoluierten Nesthockers. Er ist im Schlüpfmoment nackt oder mit spärlichen Neoptilen versehen (Burckhardt 1954). Die Sinnesorgane sind noch verschlossen und transitorische Organe neugebildet worden. So werden, um das Sperren wirksamer zu gestalten, Schnabelwülste und Rachenpapillen aufgebaut. Der Darm ist stark überentwickelt, denn er muss das Material zum raschen Aufbau der Körpermasse liefern. Die Beine sind kümmerlich ausgebildet und übertreffen die Körperlänge nur um Geringes. Die Kopflänge ist grösser als die Flügellänge, und beide überragen immer den Unterschenkel. Der Schädel erreicht kaum die halbe Körperlänge. Die einzelnen Nesthocker haben sehr ähnliche Proportionen, sodass eine Artbestimmung anhand von jungen Nestlingen nicht leicht ist. Es fällt ferner auf, dass bei extremen Nesthockern in der Postembryonalzeit keine starken Verschiebungen der äusseren Proportionen mehr auftreten, abgesehen von abweichenden Schnabelbildungen. Solche Abweichungen können aber einer Extremität nicht als gleichwertig gegenübergestellt werden, da für den Aufbau des Schnabels weniger Material verwendet werden muss. Auffallende Proportionsverschiebungen sind also in dieser Gruppe auf den Schnabel beschränkt. Beim Staren z.B. sind die Vermehrungsfaktoren der Skelettmasse stärkeren Schwankungen unterworfen als bei *Megapodius* und erreichen allgemein etwas höhere Werte. Es besteht aber doch eine gewisse Gleichmässigkeit der Faktoren (Tab. 1). Ganz anders aber verhält es sich mit dem Gehirn. Der Hemisphärenfaktor weist auf eine geradezu sprunghafte Vermehrung dieses Organs in der Postembryonalzeit hin. Bei allen Passeres ist der Hirnanteil am Körpergewicht beim Schlüpfen klein. Die Wachstumsintensität ist in der ersten Hälfte der Postembryonal-

zeit gesteigert. Die Markscheidenbildung setzt spät ein. Im Adultzustand ist der Hirnanteil am Gesamtgewicht beinahe gleich wie im Schlüpfmoment, verglichen mit den Hühnervögeln also sehr hoch (Sutter 1943).

Die Schlüpfproportionen der Vögel mit evoluiertem Ontogenesemodus zeigt gegenüber dem reptilienhaften Typus ein starkes Ansteigen der Kopflänge, die grösser als der Flügel ist. Beide sind auch länger als der Unterschenkel. Der Schnabelanteil weist eine stärkere Verlängerung gegenüber dem Körper auf als die Schädellänge. Die Beine sind im Verhältnis zum Körper kürzer. Das Armskelett bleibt auch weit unter der Körperlänge. Das Bein ist kürzer als Körperlänge und Tarsus zusammen.

Zusammenfassung

Es stehen sich damit zwei Schlüpfzustände von grosser Gegensätzlichkeit gegenüber: Einerseits ein junger Vogel, der die Gestalt seiner Eltern im verkleinerten Ausmass besitzt und langsam die Endgrösse durch weitgehend gleichmässiges Wachstum seiner Organe selbständig erreicht; andererseits ein frisch geschlüpfter Nestling, der keineswegs dem ausgewachsenen Vogel gleicht. Er ist vollkommen unselbständig, seine Extremitäten können ihre späteren Funktionen noch nicht erfüllen, und auch seine Fernsinnesorgane sind noch nicht zum Gebrauch bereit. Er wächst aber innert kurzer Zeit heran durch die intensive Brutpflege seiner Eltern.

Einer der auffälligsten Proportionsunterschiede zwischen den beiden gegensätzlichen Typen liegt in der relativen Beinlänge. Werden die Beine schon früh gebraucht (Nestflüchter), so sind sie im Schlüpfmoment schon weiter gediehen, sie sind also relativ länger und übertreffen in unserer Darstellung die Längen von Körpergewicht und Tarsus zusammen. Beim Nesthocker werden sie nicht sofort nach dem Ausschlüpfen in artgemässer Weise gebraucht und können wie der Flügel im Wachstum noch zurückbleiben. Das Nesthockerbein ist immer kürzer als die Längen von Lauf plus Körper (Unterschenkel + Zehe < Körper).

C. Zwischentypen

Neben diesen beiden Extremen gibt es zahlreiche Ontogeneseformen, die mehr dem Hühnertyp oder mehr dem Typ der Passeres

gleichen oder ungefähr zwischen den beiden Extremen stehen. Die Zwischenstufen dürfen jedoch nicht den phylogenetischen Schritten gleichgesetzt werden, durch die aus der Grundform die heutigen Ontogeneseformen entstanden sind.

Die Schlüpfproportion gibt uns einen Einblick in die Zusammenhänge zwischen Ontogenesemodus und Adultgestalt. Ich stelle im folgenden die Proportionen zusammen, wie sie bei verschiedenen Vogelgruppen beim Ausschlüpfen bestehen (Fig. 4).

Vom Normaltyp des Nestflüchters führt uns der Weg zu den spezialisierten Formen mit Nestflüchterentwicklung. Die Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen oder „Platzhocker" repräsentieren den Übergang zu den eigentlichen Nesthockern, die in spezialisierten und elevierten Gruppen den Anschluss an die höchst evoluierten Formen bilden.

1. *Die Nestflüchter*

Die anderen Zugehörigen der Hühnerfamilie sind wie die Megapodiden hauptsächlich Bodenvögel (Läufer), fast alle Standvögel mit relativ schlechter Flugfähigkeit und kurzen Flügeln. Ihre zahlreichen Eier bebrüten sie in primitiven Bodennestern, die von den Jungen nach dem Schlüpfen sofort aufgegeben werden. In ihrer Ontogenese tragen sie ein echtes Dunenkleid. Die ersten Konturfedern stossen schon nach wenigen Tagen hervor und erlauben den Küken, schon in den ersten Wochen über kurze Strecken zu flattern. Sie sind schon vor dem Auswachsen flugfähig und werden von den Eltern gehütet und gewärmt und zum Fressen geführt.

Beim Schlüpfen besitzen sie Beinproportionen, die sehr ähnlich sind wie bei *Megapodius*: das Bein ist länger als der Körper. Der Schädelteil des Kopfes ist verlängert, während der Schnabel relativ nicht viel grösser ist als beim Grossfusshuhn. Den hervorragendsten Unterschied weist der Flügei auf, der nur noch etwa unterschenkelgross ist. Daraus resultiert eine Gleichförmigkeit der Längen von Kopf, Unterschenkel und Flügel, die typisch ist für durchschnittliche Nestflüchter.

Vom vollkommenen Nestflüchter der Megapodiden zum Phasianidentyp treten also folgende Umwandlungen ein: das erste Federkleid wird zum Dunenkleid umgebildet (nach Becker 1959), das Wachstum des Armes bleibt hinter dem des Beines zurück; die sofortige Flugfähigkeit ist nicht mehr möglich. Kopf,

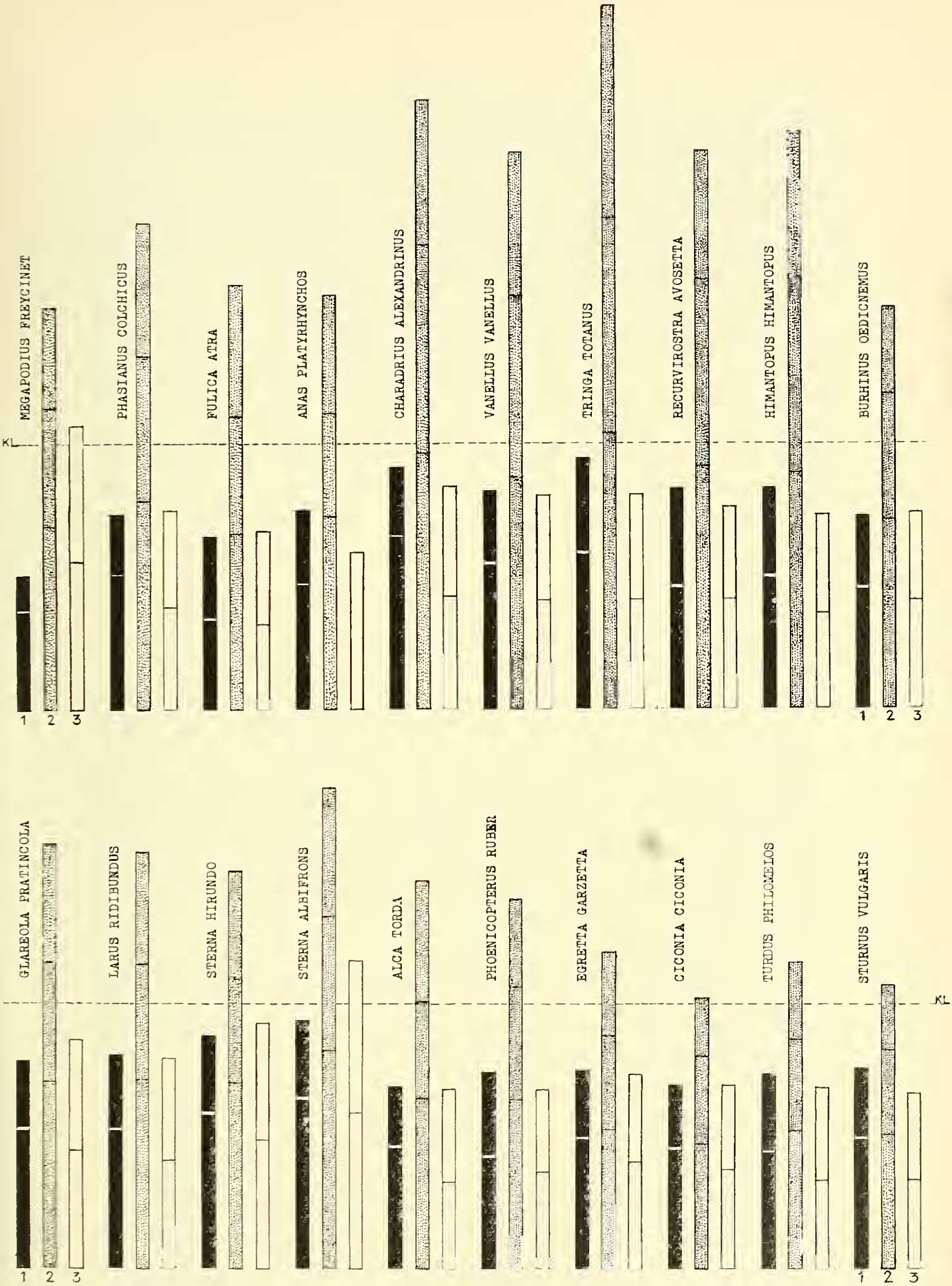


FIG. 4.

Die Schlüpfproportionen verschiedener Vogeltypen verglichen auf Grund der Körperlänge. Bezeichnung wie Fig. 3.

Unterschenkel und Flügelskelett sind ungefähr gleich lang, und das Bein übertrifft wie bei allen Nestflüchtern den Körper um mehr als Tarsuslänge.

Den Hühnern sehr ähnliche Schlüpfproportionen besitzen die Rallen mit ihren langen Nestflüchterbeinen und den ähnlichen Längen von Kopf, Unterschenkel und Flügelskelett. Das Blässhuhn, das in unserer Reihe die Rallen vertritt, ist keine rein terrestrische Form, sondern schwimmt, taucht, fliegt und geht, ohne sich in einer dieser Fortbewegungsarten auszuzeichnen. Das Küken ist ein Nestflüchter, der aber von den Eltern mit Futter versorgt werden muss.

Die Schlüpfproportionen der Enten zeichnen sich durch die besondere Kürze ihrer Vorderextremitäten aus, während die Beine, wie bei den Nestflüchtern, den Körper um mehr als Tarsuslänge übertreffen. Der Kopf ist dank dem schon wohlausgebildeten Schnabel länger als die Unterschenkel, und die Flügel repräsentieren immer das kleinste der hier aufgeführten drei Masse. Die relativen Werte der Extremitäten liegen unter dem Durchschnitt der Hühnervögel, da sich die Enten durch lange Körper auszeichnen. Diese Eigentümlichkeit fällt besonders bei jungen Enten auf und gewährt ihnen eine bessere Schwimmfähigkeit. Das Flügelwachstum ist zurückgestellt und die Flugfähigkeit wird erst sehr spät erworben: Heinroth gibt für die Stockente 7½ Wochen an. Die jungen Enten entziehen sich ihren Feinden durch Tauchen und sind daher viel weniger auf den frühen Erwerb der Flugfähigkeit angewiesen. Die Enten repräsentieren die spezialisierte Schwimmform unter den Nestflüchtern und werden von den Eltern hauptsächlich nur geführt.

Eine weitere Gruppe bilden die Limicolen. Als Strand- und Sumpfvögel besitzen sie meist lange Beine. Auch sind sie immer gute Flieger. Vielfältige Abwandlungen der äusseren Proportionen kennzeichnen die artenreiche Gruppe.

Im Schlüpfzustand sind die Limicolen ausgezeichnet durch — sogar für Nestflüchter — sehr lange Beine, die sogleich zur Nahrungsbeschaffung in schwierigem Gelände dienen müssen. Auch die übrigen Masse sind relativ zum Körper gross, aber der Kopf und die Flügel erreichen die Unterschenkellänge nicht. (Bei den später langschnäbligen Arten ist der Kopf viel grösser als der Flügel, bei den andern ist der Kopf nur um geringes kürzer als das Armskelett.)

Die jungen Limicolen sind typische Nestflüchter, die von ihren Eltern nur gefüttert und gewärmt werden. Der einzige Vertreter der Familie der Scolopacinen, *Tringa totanus*, hat hier das längste Beinmass beim Ausschlüpfen. Die *Recurvirostrinae* haben etwas kürzere Beine, obwohl sie als Erwachsene die längsten besitzen. Sie müssen also einen grösseren Teil ihres Beinwachstums in der Postembryonalzeit aufbauen (vergl. auch Kap. IV).

Wie die Limicolen fängt der Triel seine Nahrung im Laufen und ist ein guter Flieger. Seine Jungen aber versorgt er mit Futter. Die Schlüpfproportionen zeigen, dass die Beine dem Nestflüchtertyp entsprechen, ohne die Länge der Limicolen zu erreichen. Kopf- und Flügellänge sind um Geringes grösser als der Unterschenkel (Vergl. Kap. IV). Der Triel ist nicht mehr ein absolut typischer Nestflüchter, sondern er leitet schon zur folgenden Gruppe, den Platzhockern über.

2. *Die Platzhocker oder Nestflüchter mit Nesthockertendenz.*

Hier reihe ich die Formen ein, die einerseits nicht mehr zu den reinen Nestflüchtern gehören, andererseits auch nicht so unselbständig wie junge Nesthocker sind.

Peters und Müller (1951), die die Bezeichnung Platzhocker vorgeschlagen haben, sehen folgende Eigenschaften als wesentliche Kriterien an: Die jungen Platzhocker sind nicht an das Nest, dafür aber an ein begrenztes Revier gebunden. Ihre Sinnesorgane sind vom Schlüpfen an funktionsfähig. Das Körpergewicht erreicht vor der „Flugbarkeit" seinen definitiven Endwert. Im Laufe dieser Untersuchungen zeigte es sich, dass dieses letzte Kriterium, auf das die genannten Autoren besonders Gewicht legten, nicht in der vorgeschlagenen Form gilt, denn einmal werden die Ausdrücke „flugbar" und Flugfähigkeit verwendet, ohne dass diese Begriffe genau umschrieben werden (-zwischen den ersten geglückten Flugversuchen und dem Erreichen der vollen Flugfähigkeit können Wochen liegen-), ferner wird das postembryonale Übergewicht vernachlässigt, das gerade für Nesthocker bezeichnend ist (s. Portmann 1955).

Die Definition des Platzhockers würde ich daher so fassen:

1. Der Jungvogel ist an ein bestimmtes Revier gebunden, kann aber das Nest schon früh verlassen.

2. Die Bewegungsfähigkeit ist beim Schlüpfen schon gross, d. h. die Hinterextremitäten und Sinnesorgane sind schon zum Gebrauch bereit.
3. Die Nahrungsbeschaffung wird durch die Eltern besorgt.
4. Meist wird ein geringes postembryonales Übergewicht ausgebildet.
5. Die ersten geglückten Flugversuche finden relativ spät statt, und die volle Flugfähigkeit wird erst spät erworben.
6. Beim Schlüpfen ist das Bein nestflüchterlang und sowohl Kopf wie Flügel sind länger als der Unterschenkel.

Die den Limicolen angeschlossenen Arten wie Triel und Brachschwalbe bilden den Übergang vom Nestflüchter zum Platzhocker, wobei der Triel noch den Nestflüchtern, die Brachschwalbe schon den Platzhockern zuzuordnen ist wie die Möven, für die dieser Begriff geprägt wurde.

Die Brachschwalben haben in oekologischer Betrachtungsweise manche Züge mit den Seeschwalben gemeinsam. Die langen spitzen Flügel, der rasche leichte Flug erlauben den Fang von Insekten im Fluge. Die Schlüpfproportionen sind denen der Seeschwalben sehr ähnlich: Der Kopf ist länger als der Unterschenkel, das Flügelskelett länger als der Kopf. Die Beinlänge entspricht dem Nestflüchtertyp: ein Verlassen des Nistortes ist schon kurz nach dem Schlüpfen möglich.

Leider konnte ich die Verhältnisse beim Austernfischer nicht untersuchen, da mir eine Aufzucht misslang. Aus seinem Verhalten lässt sich jedoch schliessen, dass er eine ähnliche Stellung einnimmt wie der Triel, sich also zwischen den typischen Nestflüchtern und den Platzhockern einordnen lässt.

Die *Laridae* sind Wasservögel, die sich zur Hauptsache von Fischen und anderem Wassergetier ernähren. Als gute Flieger können sie weit ziehen. Die Beine sind relativ kurz und die Füsse tragen Schwimmhäute. Die Möven sind gedrungen gebaut und haben kürzere Flügel als die stärker spezialisierten Seeschwalben. Die Nahrung wird bei den Möven, die Strandsucher sind, schwimmend oder gehend aufgenommen, während die Seeschwalben im Fliegen oder stosstauchend dem Nahrungserwerb nachgehen.

Die jungen Möven werden von ihren Eltern durch Vorwürgen der Nahrung gefüttert, können aber schon früh gehen. Das

Nest verlassen die Küken zwar bald, bleiben jedoch stets in dessen Nähe. Sie kommen herbei und betteln, wenn die Eltern mit Futter heranfliegen. Die Bindung an einen Ort und die ausschliessliche Fütterung durch die Eltern unterscheiden diese Form von den Nestflüchtern. Die Schlüpfproportionen zeigen Nestflüchterbeine: Das Bein ist länger als Körper und Tarsus zusammen. Wie bei den *Passeres* sind jedoch Kopf und Flügel länger als die Unterschenkel.

Die jungen Seeschwalben müssen länger gefüttert werden, da sie als spezialisierte Flugformen sich erst erfolgreich selbst ernähren können, wenn sie voll flugfähig sind. Die Schlüpfproportionen sind dem Möventyp sehr ähnlich, nur ist das Flügelskelett länger als der Kopf. Von den bezeichnenden, gegenüber den Möven verlängerten Flügeln ist also schon embryonal mehr aufgebaut worden, so dass die grössere Spannweite nicht nur durch postembryonale Allometrie erreicht wird. Bei *Sterna albifrons* sind alle Schlüpfmasse verlängert, da die Zwergseeschwalbe eine evolutiv verkleinerte Form ist (vergl. Kap. IV).

Der Tordalk, unser Vertreter der Alken, besitzt den Möven ähnliche Schlüpfproportionen. Auch er wird von den Eltern lange gefüttert. Die grössere Abhängigkeit von den Eltern kommt in den Schlüpfproportionen zum Ausdruck: Kopf und Flügel sind länger als der Unterschenkel. Das Platzhockerverhalten ist bei den Alken als Felsenbrütern besonders ausgeprägt. Vom Nestort bewegen sich die Jungen immer gegen die Wand zu. Jungvogel und Eltern kennen sich genau, und wenn die Küken nicht unterkriechen, pressen sie sich der Wand an. Die Gehfähigkeit nach dem Schlüpfen ist noch sehr gering entwickelt und die Bewegungen sind ungeschickt (Tschanz 1959); bis zum Verlassen des Felsens müssen die Jungen ganz durch ihre Eltern ernährt werden.

3. *Die Nesthocker.*

Der Flamingo hat manche Merkmale mit den *Anseres* gemeinsam, wird aber wegen seiner starken Spezialisierung in Körperbau und Lebensgewohnheit als Vertreter einer eigenen Ordnung aufgefasst. Der lange Hals, der eigenartige Schnabel und die überlangen Beine — wohl die relativ längsten Vogelbeine überhaupt — machen diesen Typus zu einer der markantesten Gestalten im Vogelreich. Die Fortpflanzung ist abgewandelt: Das Gelege ist auf nur ein Ei reduziert.

Das Flamingoküken ist kein Nestflüchter mehr; es zeigt typische Nesthockerzüge. Beim Ausschlüpfen ist das Bein kürzer als die Körperlänge plus Tarsus, was für alle Nesthocker bezeichnend ist. Auch das Verhältnis von Unterschenkel zu Kopf und Flügel weist auf Nesthocker hin. In den ersten Tagen verlässt der junge Flamingo sein Nest nicht, er wird von seinen Eltern gewärmt und gefüttert. Erst mit ca. 5 Tagen wird das Nest zum ersten Mal temporär verlassen (Wackernagel, 1959). Die extreme Adultgestalt mit dem langen Hals und den hohen Stelzbeinen wird während einer sehr langen Postembryonalzeit von ca. 90 Tagen erreicht. Dem langandauernden Wachstum der Extremitäten entspricht auch die späte Entwicklung der Konturfedern. Es werden zwei Dunenkleider angelegt, und erst mit ca. 2 Monaten treten die ersten Konturfedern hervor.

Der Schnabel ist ein der speziellen Ernährungsweise angepasstes Instrument, denn die Flamingos vermögen ihre Nahrung aus konzentriertem Salzwasser zu gewinnen, das ausserordentlich reich an Kleinlebewesen sein kann. Der im Schlüpfmoment noch wie bei andern Vögeln gerade Schnabel wird im Laufe der Postembryonalzeit zur typischen Form ausgebaut. Die Ernährung muss daher während der Wachstumszeit durch die Eltern gewährleistet werden. Erst im Alter von ungefähr 3 Wochen tritt die Krümmung des Schnabels in Erscheinung, und der Jungvogel beginnt auch selbst nach Nahrung zu suchen.

Die Reiher sind lauernde Jäger im Schilfsaum und in seichten Gewässern. Die Jungen verbleiben relativ lange in den lose gebauten Nestern, klettern aber schon nach wenigen Wochen in der Umgebung umher. Sie werden von den Eltern bis zur vollen Flugfähigkeit gefüttert und lange gewärmt.

In den Schlüpfproportionen erscheint das Bein gegenüber dem der Flamingos weiter verkürzt und erreicht fast die relative Länge der Singvögel. Ähnliche Längen haben Kopf und Armskelett, die den Unterschenkel weit übertreffen. Auch der Hals muss seine Adultgrösse erst durch verstärktes Wachstum in der postembryonalen Zeit erreichen (Schaub 1907).

Die Störche haben beim Ausschlüpfen sehr kurze Beine, die ungefähr gleich lang sind wie der massige Körper. Der junge Storch kann nach Heinroth (1928) erst mit ungefähr 16 Tagen stehen. Die Nahrung wird ihm vorgelegt, und er nimmt sie selbständig auf.

Erst nach Erreichen der Flugfähigkeit kann er sich allein ernähren. Die ganze Entwicklungszeit ist relativ lang.

4. *Überblick.*

Von *Megapodius* ausgehend, können wir annehmen, dass die Ontogenese primärer Vögel durch relativ grosse und dotterreiche Eier mit langer Embryonalzeit gekennzeichnet war, und zwar wie bei den Reptilien ohne Bebrütung durch die Eltern. Beim Schlüpfen ist dieser Vogel vollkommen unabhängig und kann schon fliegen. Er trägt ein Federkleid von ähnlichem Aufbau wie der Erwachsene und bildet auch keine Nestlingsdunen aus. Das Wachstum ist langdauernd und konstant, da der Vogel Proportionen einhalten muss, welche die Flugfähigkeit gewährleisten. Ontogenetische Allometrien sind entsprechend gering.

Im Lauf der evolutiven Veränderungen wird die Ontogenese Abwandlungen unterworfen, an deren Ende der stark spezialisierte Nesthocker vom Singvogeltyp steht. In Abänderung der primären Verhältnisse wird in einer ersten Stufe die Bebrütung der Eier aufgenommen. Der aus dem Ei geschlüpfte Jungvogel ist keine verkleinerte Ausgabe seiner Eltern. Er hat sein erstes Federkleid zu Dunen umgestaltet (s. Becker 1959), die erst allmählich durch Konturfedern ersetzt werden. Die Entwicklung kann dadurch verkürzt werden. Damit fällt aber die früheste Flugfähigkeit dahin, und es wird eine Bevorzugung des Beinwachstums während der letzten Periode der Embryonalzeit möglich. Postembryonal wird das Flügelwachstum wieder kompensiert. Die Führung durch den Altvogel hilft über die Periode der gegenüber den primären Verhältnissen grösseren Unselbständigkeit. Diese Stufe ist beim Hühnertyp verwirklicht. Beim gleichen Ontogenesestand wurden verschiedene Spezialisationen erreicht, einerseits eine extreme Proportionierung durch Verstärkung der Allometrien wie bei den Limicolen, andererseits eine Anpassung an das Schwimmen und Tauchen wie bei den Enten.

Eine intensivere Beteiligung der Eltern am Aufziehen der Jungen führt zu den Gruppen der Lariden, Triel, Brachschwalben, Alken etc. Es tritt eine stärkere Bindung ans Nest auf, und der Hauptteil der Nahrung wird von den Eltern beschafft.

Die bisher beschriebenen Gruppen entsprechen den Ontogenesetypen 1-3 nach Portmann (1935).

Tabelle 2.

Zusammenstellung ontogenetischer Tatsachen bei verschiedenen Vogeltypen.

	Megapodius	*Perdix*	*Anas plat.*	*Vanellus*	*Larus r.*	*Nycticorax*	*Apus*	*Sturnus*
Gewicht ♀ g		37,5	1000	200	250	750	43	77
Proportionen (Hals, Schnabel, Bein und Flügel)			Schwimmform Beine kurz Flügel wohl entwickelt	Beine lang		lange Extremitäten	Beine und Schnabel kurz; Flügel lang	
Brutpflege	keine	führen, wärmen, Futter zeigen (vorpicken)	führen	führen wärmen	führen wärmen füttern	füttern wärmen	füttern wärmen	füttern wärmen
Gelegegrösse	bis 20	15	11	4	3	4	3	5–7
Ei in % des Vogelgewichtes	17	3,3	5,3	12,5	15	4,75	8,3	8,3
% des Dotteranteils im Ei		33 (Gallus)	33	35	26	18		20
Brutzeit	42–60	23,5	26	25	24	21	18–20	14
Postembryonalzeit	bis 9 Mte?	100	60	58	56	60	42	28
Schlüpfzustand, Körperoberfläche und Extremitäten	selbständig voll befiedert, flugfähig	Dunenkleid nicht flugfähig	dichtes Dunenkleid	Dunen	Dunen	Dunen mit nackten Stellen	nackt	nackt, nur einzelne Dunen
	········ Nestflüchter ········			········→	Platzhocker	←········ Nesthocker ········		
Sinnesorgane	funktionell	funktionell	funktionell	funktionell	funktionell		Verschlüsse transitorisch	transitorische Verschlüsse
Wachstum: Organe (Stoffwechsel)	gleichmässig	gleichmässig	gleichmässig	gleichmässig		allometrisch	allometrisch	stark allometrisch
Wachstum: Extremitäten	gleichmässig	rel. gleichmässig	Allometrie	stark allometrisch	stark allometrisch	stark allometrisch		rel. gleichmässig
Spezialbildungen	kein Eizahn	sp. Schwingenmauser	Tauchfähigkeit		sperren		Federversenkung Sperrinstinkte	Schnabelwulst Rachenfärbung
Flugfähigkeit (in Tagen nach dem Schlüpfen)	1–2	11–13	53	35	35	39	42	16
Gehirn: Vermehrungsfaktoren für Hemisphären	(Gehirn) 2,5	4,31	4,93	3,15	3,24	(Ardea cinerea) 7,86	9,25	17,7
	|········ Vermehrungsfaktoren unter 5 ········|					|········ Vermehrungsfaktoren über 5 ········|		

Die weiteren Formen umfassen die Nesthocker der Gruppen 4-7 des eben erwähnten Ordnungsversuches. Sie zeigen in ihrer Proportionierung im Schlüpfmoment die typische Verkürzung des Beines. Das Nest wird in den meisten Fällen noch lange nach dem Schlüpfen nicht verlassen, und die Nahrung wird bis zur Flugfähigkeit ausschliesslich von den Eltern beschafft. Die Postembryonalzeit wird mit höher evolviertem Entwicklungsmodus zu einer immer schärfer abgesetzten Periode.

Einige Tatsachen und Zahlen aus der Vogelontogenese bei einigen typischen Gruppen zusammengestellt, ergeben einen Einblick in die Vielfalt der Probleme. Die Verflechtung morphologischer Tatbestände, ökologischer Faktoren und angeborener Verhaltensweisen illustriert die komplexen Zusammenhänge von Evolution und Ontogenese (Tab. 2).

Tabelle 3.

Vergleich der Schlüpfproportionen bei verschiedenen Ontogenesemodi.

	Körper + Tarsus < Bein	Körper + Tarsus > Bein	US > Flügel	US = Flügel	US < Flügel	US > Kopf	US = Kopf	US < Kopf	Flügel > Kopf	Flügel = Kopf	Flügel < Kopf
fliegender Nestflüchter MEGAPODIUS	▒		▒					▒	▒		
nicht fliegender Nestflüchter PHASIANUS	▒			▒			▒			▒	
spezialisierter Nestflüchter LIMICOLEN	▒		▒			▒					▒
Platzhocker STERNA	▒				▒			▒	▒		
Nesthocker ohne transit. Org. NYCTICORAX		▒			▒			▒		▒	
extremer Nesthocker STURNUS		▒			▒			▒			▒

Eine deutlichere Einsicht in die evolutiven Wandlungen erhalten wir bei der gesonderten Betrachtung eines einzelnen Aspektes (Tab. 3). Vom ausgewachsenen Vogel aus betrachtet kommen jedem Ontogenesemodus bestimmte Schlüpfproportionen zu. Je mehr sich der frischgeschlüpfte Vogel dem extremen Nesthocker nähert, um

so einheitlicher wird in unserer Tab. 3 das Bild, das die Verhältnisse der einzelnen Masstrecken zueinander angibt. Die Extremitäten sind gegenüber Kopf und Körper verkürzt. Ein anderes Bild ergibt der Vergleich der Proportion von Flügelskelett und Kopf. Diese Längenverhältnisse weisen keine so deutliche Entsprechung zum jeweiligen Ontogenesemodus auf. Wohl stimmt der Gegensatz *Megapodius* — *Passeres* mit den anderen Proportionsverschiebungen überein, doch zeigen die andern Gruppen, wie sehr die besondere Lebensform der Adulten die postembryonale Ausformung beeinflusst.

IV. DIE POSTEMBRYONALENTWICKLUNG DER LIMICOLEN

Beim Vergleich der Schlüpfstadien stechen die Limicolen hervor durch ihre von den anderen Typen abweichenden Proportionen. Sie besitzen im Schlüpfmoment sogar für Nestflüchter aussergewöhnlich lange Hinterextremitäten. Bei keiner anderen Nestflüchtergruppe sind auch beim Erwachsenen relativ so lange Beine vorhanden wie bei den Watvögeln. Auch verändern sich die Proportionen von einer Art zur andern so stark wie bei keiner andern Gruppe. Aus diesen Gründen habe ich verschiedene mir erreichbare Limicolenarten erbrütet und aufgezogen zur eingehenden Untersuchung des postembryonalen Wachstums.

Von der grossen Sammelgruppe der Larolimicolen habe ich die arten- und formenreiche Gruppe der Limicolen untersucht und Triel und Brachschwalbe einbezogen. Ohne damit eine engere systematische Zusammengehörigkeit allzusehr betonen zu wollen, bezeichne ich diese Arten als Limicolen, wie dies in der Feldornithologie gebräuchlich ist. Die Limicolen, von denen sich die Lari mit ihrer viel einheitlicheren Erscheinung gut abgrenzen lassen, sind sowohl gute Läufer als auch gewandte Flieger. Die Form des Rumpfes ist gleichmässig gestaltet, denn Körperlänge und Gewicht verhalten sich isometrisch zueinander, wie aus Fig. 2 hervorgeht. Der Flug und die Flügelform sind ähnlich, von Ausnahmen wie Kiebitz oder Brachschwalbe abgesehen.

Bei zunehmender Grösse wird der Flügel der Limicolen relativ länger, d.h. beim zwischenartlichen Vergleich nimmt die Flügel-

länge bei steigender Körpergrösse allometrisch zu (Fig. 5). Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu den von KRAMER (1957) und Andern hauptsächlich bei Möven gefundenen Resultaten. Die Möven vergrössern ihre Flügel negativ allometrisch, sowohl bei innerartlichem, als auch bei zwischenartlichem Vergleich. Bei den Limicolen konnte ich keine Untersuchungen über die Variationen der Grössen innerhalb der einzelnen Arten anstellen, da mir keine ausreichende Anzahl Tiere zur Verfügung stand.

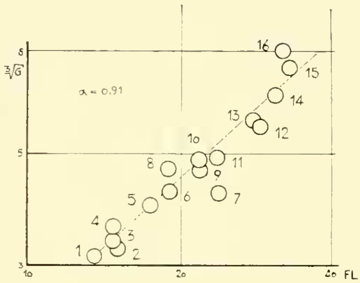


FIG. 5.

Mit steigendem Gewicht wird bei den Limicolen der Flügel relativ länger ($\alpha = 0{,}91$).

1. *Calidris temminckii*
2. *Charadrius dubius*
3. *Charadrius alexandrinus*
4. *Actitis hypoleucos*
5. *Tringa glareola*
6. *Tringa ochropus*
7. *Glareola pratincola*
8. *Capella galinago*
9. *Philomachus pugnax*
10. *Tringa totanus*
11. *Pluvialis apricaria*
12. *Vanellus vanellus*
13. *Himantopus himantopus*
14. *Recurvirostra avosetta*
15. *Burhinus oedicnemus*
16. *Haematopus ostralegus*

Dem ähnlichen Flugtypus entspricht die relative Übereinstimmung von Körper, Gewicht und Flügellänge. Die übrigen Extremitäten (Schnabel, Hals, Bein etc.) sind keiner so einschränkenden Bedingtheit unterworfen. Der Formenreichtum dieser Vogelgruppe basiert daher zu einem grossen Teil auf der Abwandlung dieser unabhängigeren Glieder.

Das Gelege besteht im allgemeinen aus 3-4 Eiern, die meist ungleichpolig, spitz und sehr ähnlich gefärbt sind: dunkle Flecken auf bräunlich bis grünlichem Grundton geben den Eiern, die auf den blossen Boden gelegt werden, eine auf dem Untergrund nicht auffallende Färbung (Abb. 1).

Die schlüpfenden Küken sind Nestflüchter und, wie bereits erwähnt, sehr unterschiedlich proportioniert. Die Proportionen entsprechen aber nicht den jeweiligen Adultverhältnissen. Die Körperlänge ist im Schlüpfmoment der dritten Wurzel aus dem Gewicht nicht proportional, denn bei steigendem Gewicht nimmt die Körperlänge allometrisch zu (Fig. 6).

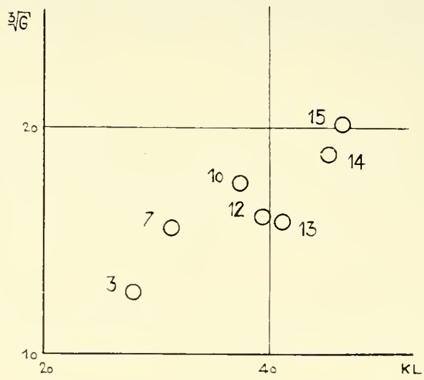


Fig. 6.

Körperlänge und Gewicht sind im Schlüpfmoment nicht proportional im Gegensatz zu den ausgewachsenen Tieren. Bez. s. Fig. 5.

Der enge Raum in der Eischale auferlegt der Gestalt des schlüpfenden Vogels gewisse Grenzen (s. Kap. III). Die Ausbildung langer Extremitäten ist nur auf Kosten anderer Körperteile möglich. Verglichen mit der Eilänge (Fig. 7) hat *Tringa totanus* sehr grosse Beine, der Körper dagegen ist klein, und nur etwa die Hälfte des Eigewichts bildet den Jungvogel. Bei *Burhinus oedicnemus* hingegen sind die Extremitäten kurz, die Körperlänge erreicht einen durchschnittlichen Wert, und 80% des Eigewichtes finden sich im Vogelkörper wieder (das Eigewicht wurde jeweils kurz vor dem Schlüpfen bestimmt). Bei diesem Vergleich ist allerdings auch zu beachten, dass der Triel eine abweichende Eiform besitzt, die fast gleichpolig oval ist. Diese Formen sind die beiden Extreme unter den untersuchten Formen: der Rotschenkel hat die relativ längsten Beine im Verhältnis zu seiner adulten Extremität und der Triel die kürzesten. Bei typischen Nestflüchtern, zu denen auch die meisten Limicolen zählen, verläuft das Wachstum der inneren Organe dem Wachstum des Gesamtgewichts entsprechend, also

gleichmässig (Latimer 1924), da sie vom Schlüpfen an in arttypischer Weise ihren endgültigen Funktionen dienen müssen. Die einzelne Teile sind also einerseits im Wachstum begriffen und tragen anderseits gleichzeitig zum Aufbau des Organismus bei.

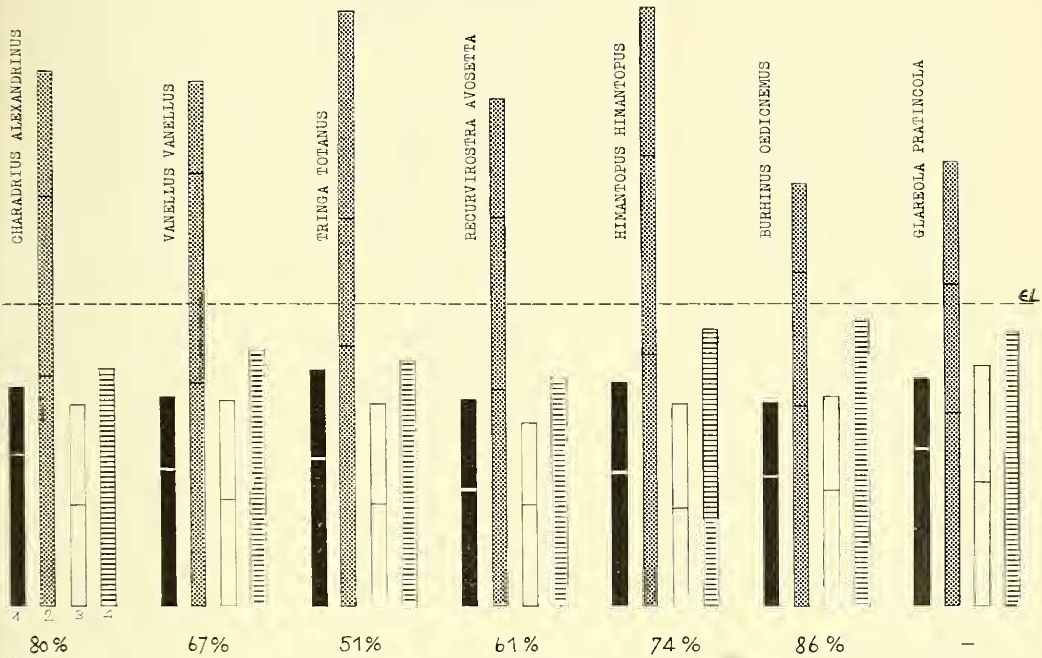


Fig. 7.

Die Schlüpfproportionen verglichen auf Basis der Eilänge (die in der Schale abgewinkelten Teile von Bein und Flügel sind in der Darstellung aufeinandergesetzt). Die Zahlen geben an, wieviel Procent des Eigewichtes der Vogel beim Schlüpfen wiegt. 1—3 s. Fig. 3, 4 Körperlänge.

Um die vielfältigen Adultproportionen ihrer Glieder zu erreichen, müssen die verschiedenen Jungvögel vom Schlüpfmoment an ganz unterschiedliche erbliche Wachstumsrhythmen einsetzen können.

A. Der Wachstumsverlauf der einzelnen Organe

1. *Bein:*

Vom Schlüpfen an ist der Nestflüchter auf seine Beine angewiesen, da er selbst für seine Ernährung zu sorgen hat. Verglichen

mit der Eilänge (Fig. 7) haben die Beinmasse die grösste Längenausdehnung. Die einzelnen Teile sind unter sich verschieden: Die Zehe ist immer am weitesten fortgeschritten. Trotz langsam auslaufendem Wachstum hat sie ihre Endgrösse am frühesten erreicht.

2. *Flügel:*

Der Flügel hat im Schlüpfmoment noch keine locomotorische Funktion. Er bleibt im Laufe des Embryonalwachstums hinter dem Bein zurück. Erst 20-30% der Adultlänge sind beim Schlüpfen aufgebaut (Fig. 8).

Die beiden gemessenen Teile, Unterarm und Hand, verhalten sich sehr ähnlich, der Unterarm ist jedoch meist etwas länger. Im Gegensatz zum Bein wächst der Flügel in der späteren Embryonalzeit langsam und beginnt erst nach dem Schlüpfen wieder rascher zu wachsen. Um den 20. Tag haben die Flügelknochen den stärksten Zuwachs, der von geringen Werten um den Schlüpfmoment zunimmt und kurz vor dem Erreichen der Endgrösse wieder absinkt. Bei steigender Vogelgrösse wird die Flügellänge im Schlüpfmoment kleiner (Fig. 9), denn die grösseren Arten haben längere Wachstumszeiten und bauen daher einen relativ grösseren Anteil der Adultlänge postembryonal auf.

3. *Kopf:*

Beim Kopf müssen wir zwei Masse streng sondern, da sie von ganz verschiedener Bedeutung sind, nämlich Schnabel- und Schädellänge.

a) Schädellänge: Sie kann als repräsentatives Mass für die Gehirngrösse dienen. Da bei Nestflüchtern die Entwicklung des Zentralnervensystems, das im Schlüpfmoment zur Orientierung und Bewegung schon funktionieren muss, continuierlich verläuft, kann angenommen werden, dass das Gehirnwachstum diesem Mass entspricht. Rund 50% der definitiven Länge erreicht der Schädel im Schlüpfmoment; die Vermehrungsfaktoren für die Hemisphären betragen z.B. beim Kiebitz 3,15. Die Wachstumszeit des Schädels dauert bei den einzelnen recht verschieden grossen Arten immer rund 30 Tage, und nur beim Triel benötigt der Aufbau mehr als 40 Tage (für die Brachschwalbe fehlen mir die Angaben). Der

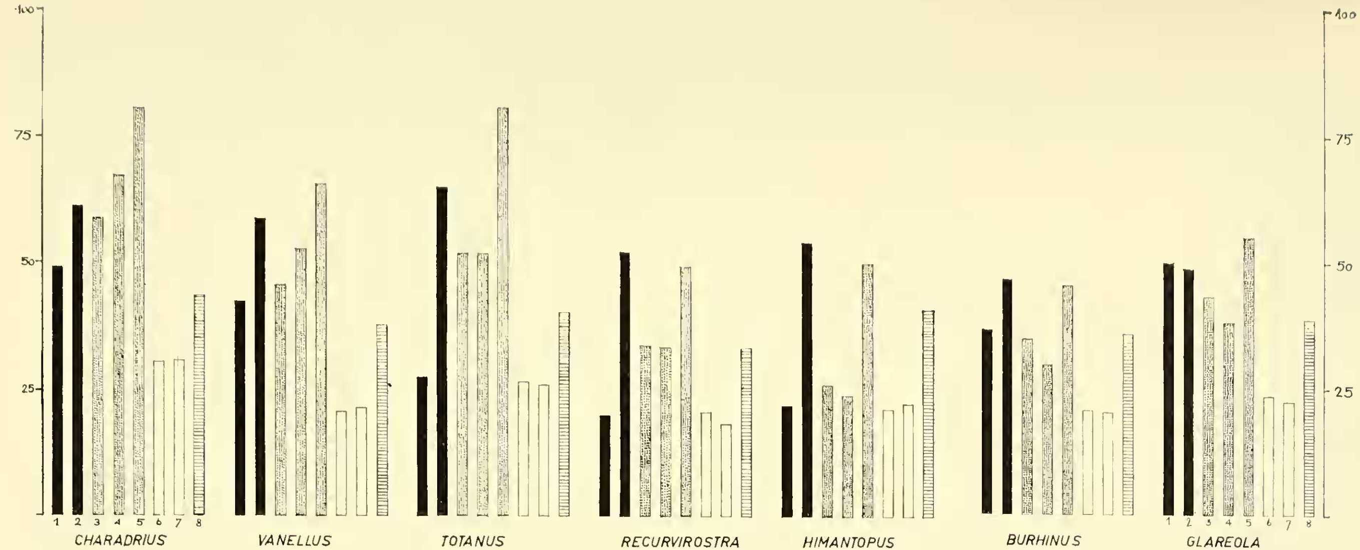


Fig. 8.

Die Schlüpfproportionen in Procenten ihrer Adultlängen. 1 Schnabel, 2 Schädel, 3 Unterschenkel, 4 Tarsus, 5 Mittelzehe, 6 Unterarm, 7 Hand, 8 Körper.

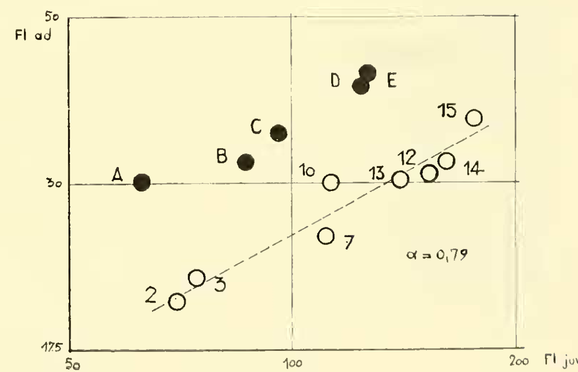


Fig. 9.

Kleine Vögel haben beim Schlüpfen schon relativ längere Flügel als grosse. 2—15 s. Fig. 5. A = *Sterna albifrons*, B = *Chlidonias hybrida*, C = *Sterna hirundo*, D = *Gelochelidon nilotica*, E = *Sterna sandvicensis*.

Wachstumsverlauf ist allmählich und gleichmässig, entsprechend einem linearen Gehirnwachstum. Die absoluten Werte liegen zur gleichen Zeit nahe beieinander, d.h. die kleinen Vögel haben ein relativ grösseres Gehirn als die grossen (Fig. 10).

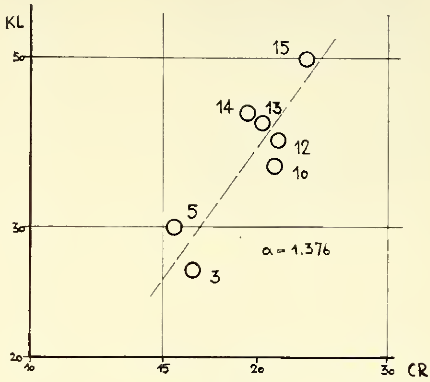


Fig. 10.
Mit steigender Körpergrösse nimmt bei den Schlüpfstadien die relative Schädellänge ab ($\alpha = 1{,}376$). 3—15 s. Fig. 5.

b) Schnabel: Schon vor dem Schlüpfen wird der Schnabel gebraucht, um die Eischale zu durchbrechen. Der sogenannte Eizahn ermöglicht das Durchstossen der Schale. Er wird in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen abgeworfen, und nur bei Triel und Brachschwalbe bleibt er länger erhalten.

Auch bei den langschnäbligen Formen ist der Schnabel im Schlüpfmoment kürzer als die Schädellänge (Abb. 1 und 4.) Immerhin ist auch zu diesem Zeitpunkt ein Grössenunterschied bemerkbar: bei den kurzschnäbligen Formen ist der Schnabel kürzer als die halbe Schädellänge, bei den längerschnäbligen liegt seine Grösse über der Hälfte des Craniums. Die Wachstumszeiten entsprechen ebenfalls den Adultgrössen, da die Schnäbel gleichmässig und langsam wachsen. Meist wird keine eigentliche Endgrösse erreicht, sondern die Zunahme hält sich mit der Abnutzung die Waage. Sein Wachstum ist das unabhängigste aller Masse.

4. *Körperlänge:*

Die Körperlänge ist beim Schlüpfen weniger als halb so gross wie beim Erwachsenen. Verglichen mit anderen ausgesprochen

linearen Masstrecken ist die Wachstumsdauer lang, da sie eine Volumenvergrösserung ausdrückt. Auch die Hauptzunahmezeit ist lang und fällt mit derjenigen der Extremitäten zusammen; daher ist diese Strecke als Vergleichsmass für das Gesamtwachstum gebraucht worden. Die Zunahmekurve läuft allmählich aus und zeigt

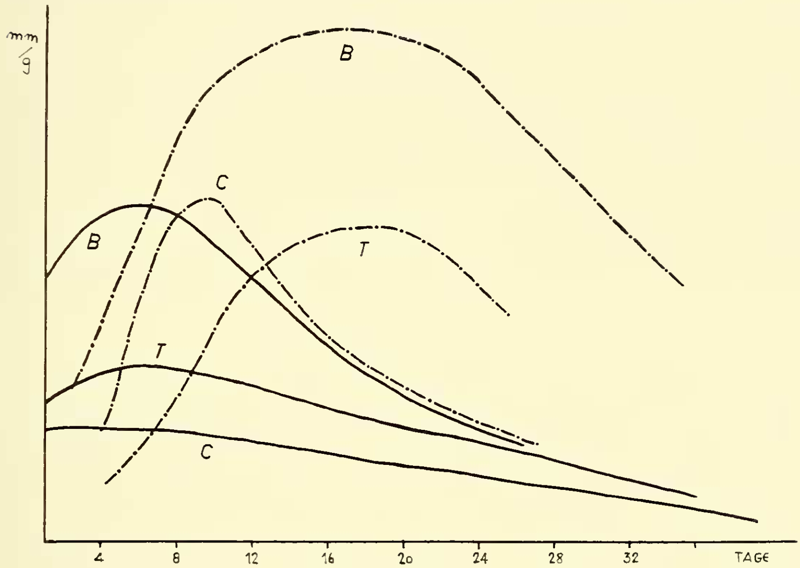


FIG. 11.

Zunahme von Gewicht und Körperlänge in mm und g pro Zeiteinheit. C = *Charadrius alexandrinus*, T = *Tringa totanus*, B = *Burhinus oedicnemus*. Ausgezogen: Längenwachstum; durchbrochen: Gewichtszunahme.

ohne Spitzen ein schwaches Maximum in den ersten 15 Tagen (Fig. 11).

5. *Gewicht:*

Nach den ersten Tagen mit einer postnatalen Abnahme des Gewichts steigt dieses ziemlich rasch an. Der Verlauf ist ähnlich wie bei der Körperlänge. Nach dem Erwerb der Flugfähigkeit sinkt das Gewicht etwas ab, um später wieder langsam zuzunehmen. Die grössten Zunahmen liegen um den 20. Tag herum (Fig. 11).

6. *Federn:*

Die ersten Blutkiele brechen nach einigen Tagen unter den Nestlingsdunen hervor (bei *Burhinus* am 6. Tag, bei *Recurvirostra* am 10.). Dieser Gefiederwechsel beginnt bei den Schwingen, den Konturfedern des Schulterfittichs und der Flanken und den Steuerfedern. In diesen Regionen stehen beim adulten Vogel die längsten Federn. In den meisten übrigen Zonen stossen bis zum 15.-20. Postembryonaltag die Blutkiele hervor. Nur in einzelnen Regionen wie z. B. seitlich am hintern Rücken, am Nacken und an bestimmten Stellen am Bauch, bleiben die Nestlingsdunen bis in die späte Postembryonalzeit stehen. Erst nachdem schon ein Teil des Kleingefieders ausgewachsen ist, werden auch hier die Dunen durch Federn des Juvenilgefieders ersetzt. Bevor jedoch dieser Wechsel abgeschlossen ist, setzt an andern Orten schon die Jugendmauser ein:

Die Schwungfedern von Arm und Hand beginnen vom 6.—10. postembryonalen Tag an sichtbar zu wachsen und erreichen ihre Endgrösse in raschem, aber ziemlich gleichmässigem Wachstum. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Handschwingen ist bei allen Arten ähnlich mit rund 2,5 mm pro Tag, lediglich der Regenpfeifer, die kleinste untersuchte Art, verlängert seine Handschwingen nur um 1,8 mm pro Tag. Viel weniger entsprechen sich die Wachstumsgeschwindigkeiten der kürzeren Armschwingen; sie haben ihr Wachstum meist schon vor Erreichen der vollen Flugtüchtigkeit beendet. Die Handschwingen wachsen oft noch länger als das Flügelskelett. Die Flugfähigkeit wird zum grossen Teil von der Handschwingenlänge bestimmt.

Tabelle 4.

Wachstumsgeschwindigkeit der Schwingen in mm pro Tag.

	Handschwinge	Armschwinge
Ch. alexandrinus	1,83	1,37
V. vanellus	2,46	2,44
T. totanus	2,44	1,66
R. avosetta	2,67	2,1
H. himantopus	2,67	2,08
B. oedicnemus	2,52	2,26

B. Der Wachstumsverlauf bei den einzelnen Gruppen

Bei den einzelnen Familien oder Unterfamilien verläuft das Wachstum der verschiedenen Masse nicht gleichartig. Einige Eigenheiten seien hier aufgeführt:

1. *Unterfamilie der Charadriidae.*

Die Proportionen sind bei allen Arten ähnlich. Die Beinlängen sind durchschnittlich und besitzen beim Schlüpfen ein klares Differenzierungsgefälle von distal nach proximal. Die Schnäbel sind immer kurz. Der Körper wächst beinahe gleich lange wie die Handschwinge (Fig. 13). Die relative Wachstumsgeschwindigkeit ist, verglichen mit dem Körper, für das Bein negativ, für das Flügelskelett positiv (Fig. 12).

2. *Unterfamilie der Scolopacinae.*

Zwischen den einzelnen Gattungen, die hier in reichster Zahl vorhanden sind, bestehen grosse Proportionsunterschiede. Da ich aus dieser Gruppe nur eine Art untersuchen konnte, beschränke ich mich auf die Beschreibung des Einzelfalles *Tringa totanus*: Beim Schlüpfen sind die Beine sehr lang. Die Zehe hat beinahe ihre Endgrösse erreicht (Vermehrungsfaktor 1,2). Der Tarsus ist noch das kleinste Beinmass. Die gesamte Wachstumsdauer ist relativ kurz, und Körper und Schnabel nehmen am längsten zu. (Fig. 13).

3. *Unterfamilie der Recurvirostrinae*

Die langen bis sehr langen Beine dieser Unterfamilie werden durch zeitlich verlängertes Wachstum aufgebaut, da im Schlüpfmoment die Beine erst eine durchschnittliche Länge erreicht haben. Sie wachsen bedeutend länger als das Flügelskelett und beinahe so lange wie die Handschwingen, doch ist die relative Wachstumsgeschwindigkeit (Fig. 12) gleich gross wie die des Vergleichmasses, der Körperlänge. Wie bei den meisten Vögeln mit langen Beinen besitzen Avosetta und Himantopus sehr lange Hälse und Schnäbel. Der Schnabel hat eine sehr lange Wachstumsdauer (Fig. 13), doch tritt besonders bei dieser Familie kein eigentliches Ende ein, sondern es stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Wachstum und Abnutzung ein.

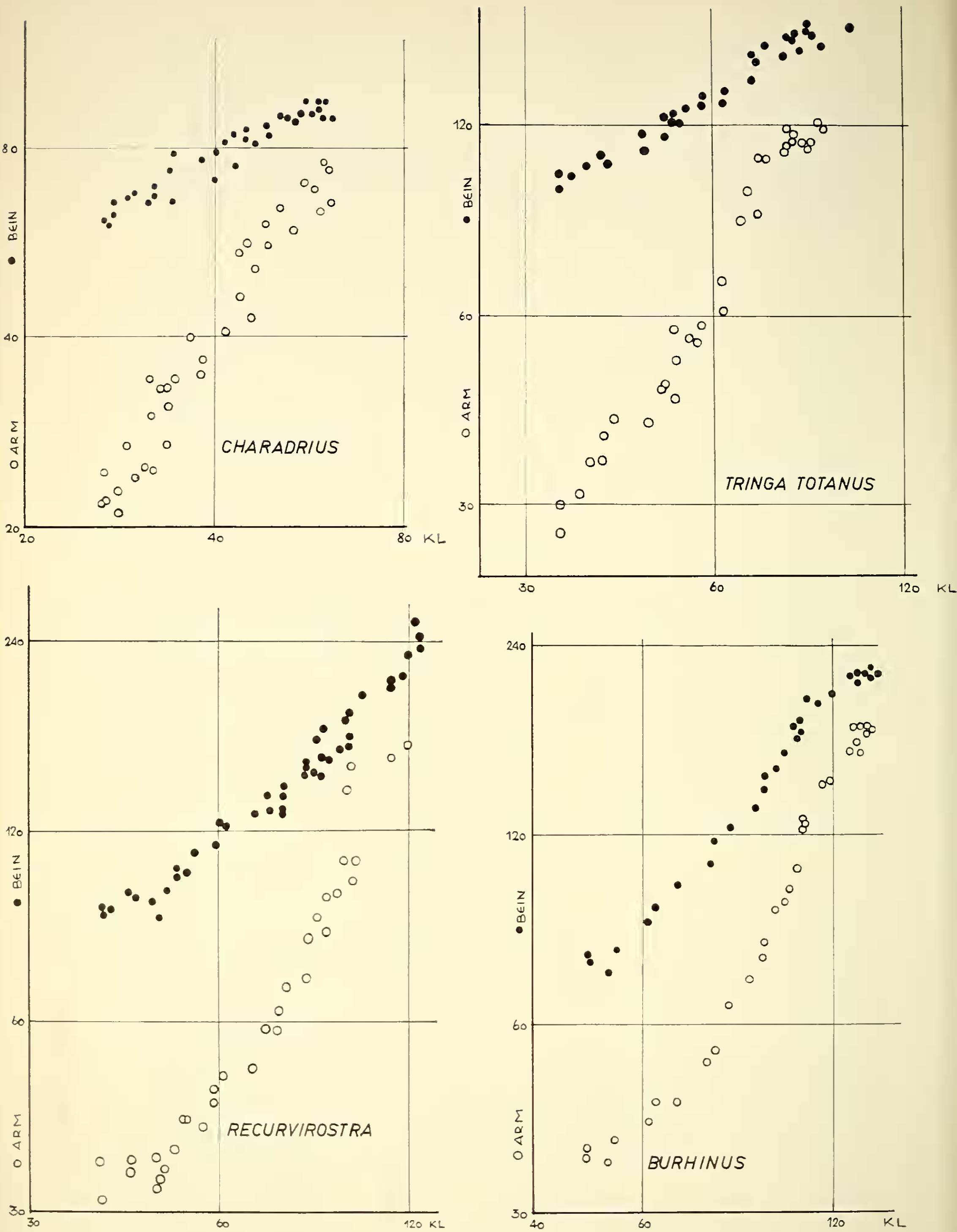


FIG. 12.
Relatives Wachstum von Bein- und Armskelett verglichen mit dem Körperwachstum.

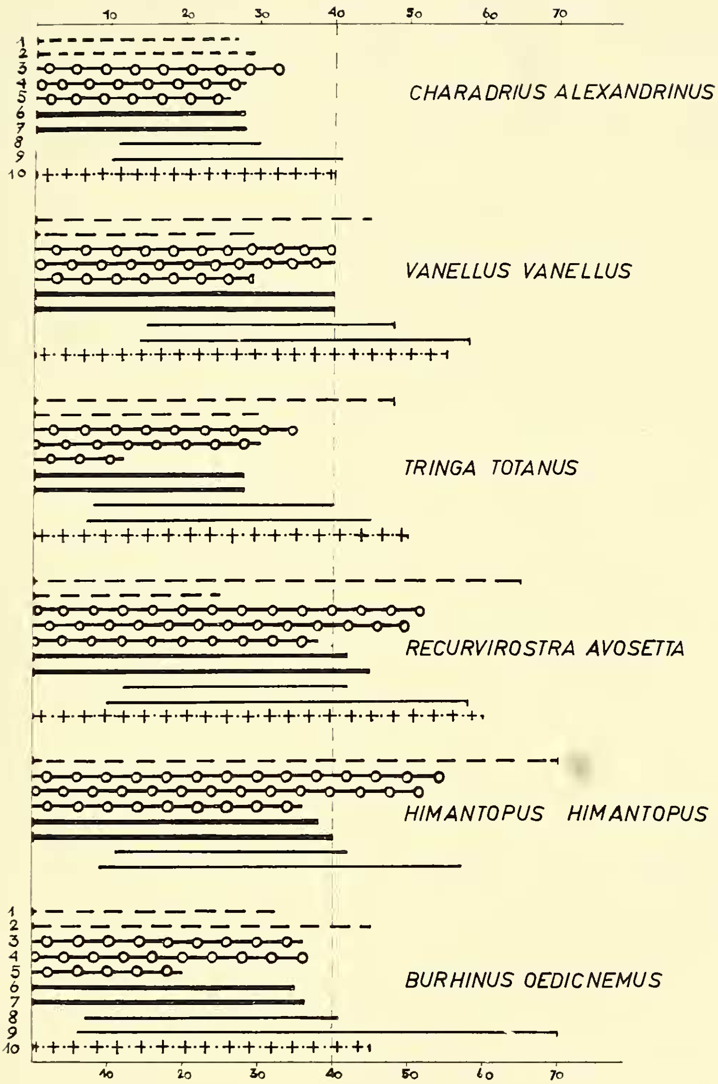


FIG. 13.

Die postembryonale Wachstumsdauer der einzelnen Masse.
1—7 vergl. Fig. 8, 8 2. Armschwinge, 9 2. Handschwinge, 10 Körperlänge.

4. *Familie der Burhinidae (Burhinus oedicnemus).*

Der Triel ist ein Steppenvogel mit kurzem Schnabel und ziemlich langen Beinen. Beim Schlüpfen sind die Beine dennoch kürzer als bei den andern Arten. Wie beim Säbelschnäbler ist die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Beine in der Postembryonalzeit gleich gross wie die des Körpers, sie wachsen also isometrisch (s. Fig. 12).

Der Schädel braucht zum Erreichen der vollen Länge etwa die gleiche Zeit wie der Körper, der aber weniger lange wächst, als es seiner absoluten Grösse eigentlich entsprechen würde. Schon mit ca. 30 Tagen kann der Triel fliegen, wenn seine Handschwingen erst ungefähr zur Hälfte ausgewachsen sind. Das Wachstum der Handschwingen dauert länger als das aller andern Organe. Der Eizahn bleibt etwa zwei Wochen erhalten.

5. *Familie der Glareolidae (Glareola pratincola)*

Die Brachschwalbe besitzt mit dem Triel gewisse Gemeinsamkeiten. Beim Schlüpfen ist die relative Beinlänge nur so gross wie bei einem durchschnittlichen Nestflüchter, und der Tarsus hat einen höheren Vermehrungsfaktor als der Unterschenkel. Bei beiden bleibt der Eizahn noch mehrere Tage erhalten. Auch im Verhalten zeigen sich ähnliche Züge: die Jungen ruhen z.B. bei beiden Arten mit weit nach hinten ausgestreckten Beinen (s. auch v. Frisch 1959 und 1961).

Die Flügel jedoch sind bei der Brachschwalbe verlängert, sie besitzt die relativ längsten Flugorgane aller untersuchten Limicolen (Fig. 5). Die sehr spitzen Flügel werden nicht durch Streckung der Skelettelemente erreicht, sondern durch Verlängerung der Handschwingen (Fig. 9).

Diese beiden letztgenannten Gruppen sind ihrem Wachstum nach von den eigentlichen Limicolen verschieden.

C. Spezielle Probleme der Evolution bei Limicolen.

Bei den beschriebenen Ontogenesen lassen sich drei Evolutionstendenzen feststellen, die den Ablauf der Entwicklung beeinflussen:

a) Abnahme der gruppentypischen Artgrösse

b) Abwandlung der Proportionen (extreme Gestalt)

c) Vergrösserung des Anteils der Eltern am Brutgeschäft (Nesthockertendenzen).

a) Abnahme der gruppentypischen Artgrösse

Es ist bereits HEINROTH (1922) aufgefallen, dass die kleinen Vogelarten, also Vögel, deren Artgewicht stark unter dem Durchschnitt ihrer Familie liegt, relativ grössere Eier legen. Der Vogel, der einer starken evolutiven Grössenabnahme unterworfen ist, legt, verglichen mit seinen durchschnittlich gestalteten Gruppenangehörigen, zu grosse Eier. Die Eier verhalten sich also einer evolutionistischen Tendenz gegenüber konservativer als der daraus schlüpfende Vogel. Die Eigenart dieser Situation wird z.B. beim Vergleich mit Kolibris deutlich. Bei diesen liegt auch die Eigrösse der allerkleinsten Formen nicht über dem Durchschnitt, da der Kolibribauplan die Kleinheit enthält.

Bei unseren Limicolen (Tab. 5) fällt *Charadrius alexandrinus* durch sein hohes relatives Eigewicht auf und durch die kürzere Postembryonalzeit gegenüber den grösseren Arten. Aus dem grossen Ei schlüpft auch ein grösseres Junges, das entsprechend weit gediehen ist. Die Vermehrungsfaktoren sind daher niedrig, und gegenüber der Körperlänge sind die beiden Extremitäten verlängert.

Auffallender noch als bei den Limicolen ist eine verkleinerte Form bei den Seeschwalben zu finden: die Zwergseeschwalbe weicht von den anderen Formen, die meist eine einheitliche Grösse haben, ab und legt auch relativ sehr grosse Eier. Die Küken entwickeln sich in einer kurzen Postembryonalzeit. Stark verlängert sind auch hier die Extremitäten im Schlüpfmoment, wobei auch das Flügelskelett die Körperlänge übertrifft. Wie aus Fig. 4 hervorgeht, wird der Flügel schon auf den Schlüpfmoment hin stärker bevorzugt als bei den anderen Seeschwalben. Das Zusammenwirken einer verkleinerten Form mit einer spezialisierten Lebensweise (extremer Flieger) drückt sich hier scharf aus. Diese Bevorzugung des Flügels scheint eine weitere Anpassung an die Verkürzung der Postembryonalzeit zu sein, da eine möglichst rasch erreichte Flugfähigkeit dem durch seine Kleinheit stärker gefährdeten Vogel eine grössere Überlebenschance gewährt; zur Nahrungssuche ist die Flugfähigkeit erforderlich.

Dem weniger spezialisierten „verkleinerten" Regenpfeifer fehlen weitere Verschiebungen. In der Grösse scheint er vom Limicolendurchschnitt weniger abzuweichen als *Sterna albifrons* von der üblichen Seeschwalbengrösse. Die langsamere Wachstumsgeschwindigkeit der Handschwingen beim Regenpfeifer, verglichen mit den Limicolen, scheint auch (Tab. 4) durch die Abnahme der Grösse bedingt.

Der Einfluss der sekundären, also evolutiven Grössenabnahme auf die Ontogenese kann zuweilen bei ein und derselben Art durch Vergleich mit der „normalen" Grösse studiert werden. Bei *Philomachos pugnax* sind die beiden Geschlechter von sehr verschiedener Grösse. Trotz diesem ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus werden Eier von nur *einer* Grösse gelegt, aus denen gleichproportionierte Küken schlüpfen, die noch keinen Grössenunterschied der Geschlechter zeigen. Das Weibchen erreicht seine kleinere Adultgrösse in einer kürzeren Postembryonalzeit als das grössere Männchen. Die Wachstumskurven der beiden Geschlechter verlaufen vom Schlüpfmoment an verschieden. Nach dem Schlüpfen durchlaufen die beiden Geschlechter nie mehr ein Stadium gleicher Proportionen. Bei gleicher Grösse eines Masses ist das Weibchen relativ älter, im Sinne von näher beim Wert des Erwachsenen. Die einzelnen Kurven können sich schneiden, wie z.B. bei den Schwingen. Das Wachstum ist auf die Endgrösse gerichtet und wird von ihr bestimmt (Fig. 14).

Tabelle 5.

Eigrösse und prozentuale Aufteilung der Entwicklungszeit.

	Ei % von Artgewicht	Brutzeit % v. Entwicklungszeit	pe-Zeit % v. Entwicklungszeit
V. vanellus	13,5	30	70
Ch. alexandrinus	22,6	35	65
R. avosetta	10,6	28,6	71,4
H. himantopus	10,1	29	71
Sterna hirundo	14,7	31,2	68,8
sandvicensis		27,3	72,7
albifrons	25	36,2	63,8
Ph. pugnax ♂	11,3	27,7	72,3
Ph. pugnax ♀	18,8	34,4	65,6

Die relativen Wachstumszeiten (Tab. 5) verteilen sich für das Männchen ähnlich wie beim Kiebitz, während sich beim Weibchen die beiden Abschnitte in ähnliche Verhältnisse teilen wie z.B. beim

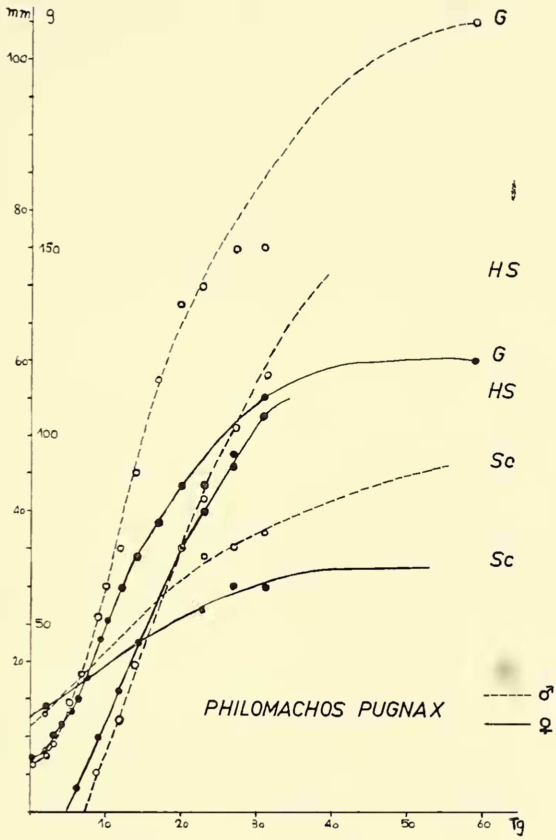


Fig. 14.
Wachstum von *Philomachos pugnax* ♂ und ♀.
G = Gewicht, HS = zweite Handschwinge, Sc = Schnabel (nach Heinroth).

Regenpfeifer. Auch die relative Eigrösse steigt für das Weibchen auf einen hohen Wert im Gegensatz zum Männchen, das ein ähnliches Verhältnis Eigewicht: Vogelgewicht hat wie andere durchschnittliche Arten der Familie; das Weibchen bildet also den abgewandelten Typ.

Ganz anders als bei Philomachus wird der Grössenunterschied der Geschlechter bei Hühnern erreicht. Auch bei diesen sind die Eier und die Küken gleich gross. Aber sowohl Hühnchen wie Hähne wachsen in der frühen postembryonalen Periode gleich schnell, und erst um den 56. Tag zeigt sich ein Geschlechtsunterschied bei der Gewichtszunahme. Die Hennen haben ihr Adultgewicht beinahe erreicht, und nur die Hähne werden noch beträchtlich schwerer. Der Gewichtszunahme entsprechend verläuft das Wachstum der Extremitäten. Diese nehmen bei beiden Geschlechtern gleich schnell zu bis ungefähr zum 105. Tag. In diesem Alter haben die Hennen ihre Adultgrösse erreicht, und nur die Hähne wachsen noch ca. 35 Tage lang mit gleicher Geschwindigkeit weiter. Sie erreichen ihre grössere Gestalt nicht durch beschleunigte Leistung, sondern nur durch linear verlängertes Wachstum (s. LATIMER 1925).

b) Abwandlung der Proportionen

Die Abwandlung der Proportionen wird bei den Limicolen in mannigfacher Weise durchgespielt. Vor allem werden Beine, Hälse und Schnäbel verkürzt und verlängert. Wenn ich im folgenden von extremen Proportionen spreche, so meine ich damit verlängerte Extremitäten, denn sehr kurze Gliedmassen haben mehr Spielraum für ihren Aufbau und zwingen in der postembryonalen Periode nicht zu speziell eingespielten Wachstumswechseln, zu verschiedenen Allometrierhythmen.

Die spätere Länge des Schnabels wird beim Schlüpfen nur angedeutet (s. S. 718), und seine Wachstumsdauer entspricht der aufzubauenden Adultlänge, da er gleichmässig linear wächst. Auch tritt, wie schon oben bei der Besprechung des Schnabels erwähnt, kein Wachstumsende ein, sondern es stellt sich mit der Zeit ein Gleichgewicht zwischen Abnutzung und Längerwerden ein.

Den langen Beinen entsprechen lange Hälse und in der Regel auch lange Schnäbel, abgesehen vom kurzschnäbligen Triel. Diese Feststellung gilt auch für die Vögel im allgemeinen, doch auch dort ist der Schnabel öfters von einer Verlängerung ausgenommen z.B. beim Flamingo, Sekretär, Kronenkranich, Strauss. Lange Hälse allein, d.h. ohne gleichzeitige Verlängerung von Beinen und Schnäbeln, kommen vor allem bei Schwimmformen (Schwan) vor im Zusammenhang mit ihrer gründelnden Nahrungssuche.

Doch wenden wir uns wieder den Limicolen zu. Bei ihnen sind extreme Proportionen an eine Mindestgrösse gebunden. Bei kleinen Vögeln finden wir keine langbeinigen Formen. Die starken Proportionsveränderungen beschränken sich auf Arten von ungefähr 100 g Körpergewicht und darüber. Da mir keine Messungen über das Halswachstum der Limicolen zur Verfügung stehen, beschränke ich mich auf die Erörterung des Beinwachstums.

Tabelle 6.

Die Wachstumsgeschwindigkeiten der Arm- und Beinteile in der Postembryonalzeit in mm pro Tag.

	Tarsus	US	U. Arm	Hand
Vanellus vanellus	0,6	0,98	1,59	1,39
Tringa totanus	0,89	1,03	1,48	1,44
Recurvirostra avosetta	1,2	1,47	1,64	1,46
Himantopus himantopus . .	1,85	1,99	1,45	1,36
Burhinus oedicnemus	1,48	2,09	2,14	1,83

Unter den von mir aufgezogenen Arten sind *Recurvirostra* und besonders auch *Himantopus* mit langen Beinen, Schnäbeln und Hälsen ausgestattet. *Himantopus* hat absolut wie relativ die längsten Hinterextremitäten aller Limicolen. Beim Schlüpfen sind die Beine bei der Familie der *Recurvirostrinae* relativ nicht länger als die der Limicolen im allgemeinen. Sie unterstehen beim Schlüpfen den gleichen functionellen Ansprüchen, da das Nest schon nach wenigen Stunden verlassen und Futter selbständig gesucht werden muss. Der Zuwachs, der die Beine über die bei Limicolen durchschnittliche Länge weit hinaushebt, muss in der Postembryonalzeit aufgebaut werden (vergl. Fig. 4+8). Wenn die Handschwingen keine Blutkiele mehr aufweisen, haben die Beine ihre Endgrösse erreicht. Innerhalb der Gesamtwachstumszeit aber wird die Zeit für das Beinwachstum verlängert (Fig. 15), und zwar für alle Beinteile. Nicht nur die Dauer, sondern auch die Geschwindigkeit muss gesteigert werden, also die gesamte Wachstumsleistung. Bei *Himantopus* wächst das Bein postembryonal sogar rascher als die Vorderextremitäten (Tab. 6), während bei allen anderen Arten, die ich untersucht habe, immer das Flügelskelett rascher wächst. Die

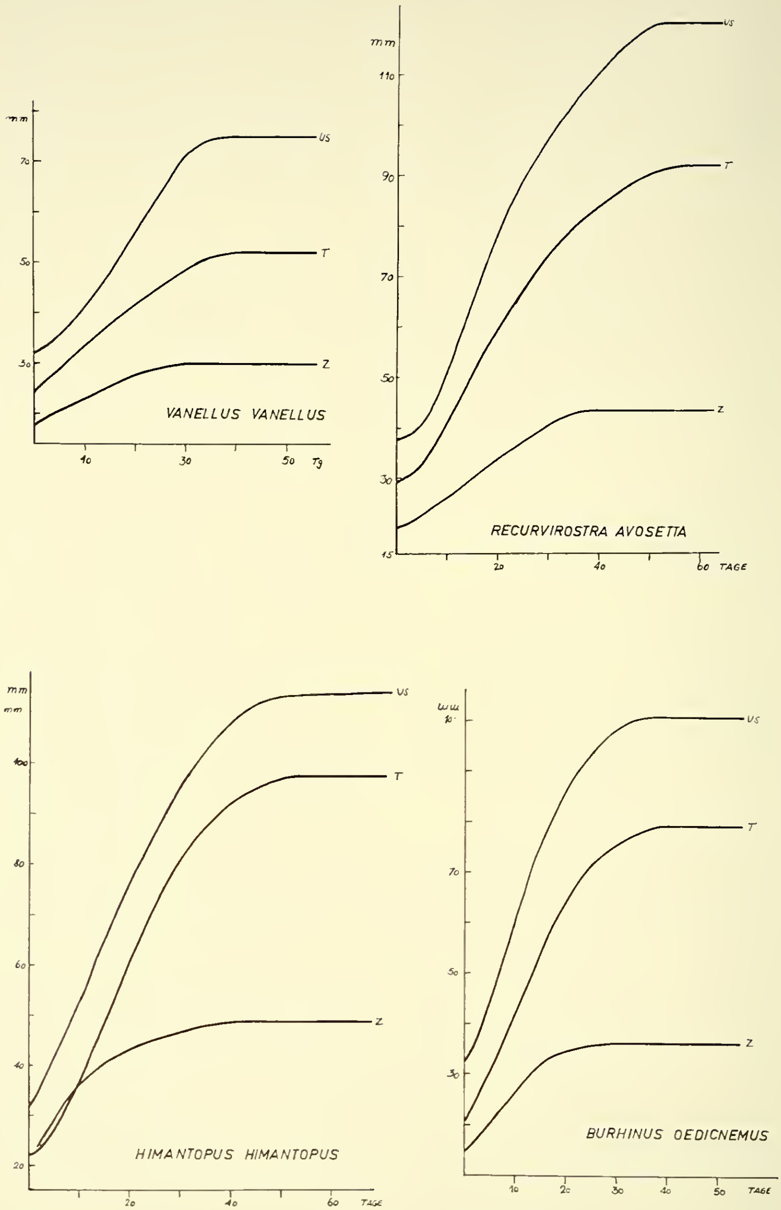


Fig. 15.
Das Wachstum der einzelnen Beinteile.

relative Wachstumsgeschwindigkeit des Beines von *Recurvirostra* ist mit der des Körpers isometrisch (Fig. 12). Bei *Himantopus* stehen mir keine Messungen für die Körperlänge in den entsprechenden Stadien zur Verfügung, doch muss auch hier mindestens eine Isometrie, wahrscheinlich aber eine positive Allometrie gegenüber der Körperlänge bestehen.

Die einzelnen Teile des Beines nehmen an der Verlängerung in verschiedenem Masse teil. Bei *Himantopus* nimmt der Tarsus den grössten prozentualen Anteil am Gesamtbein von allen verglichenen Arten ein und erreicht beinahe die gleiche Länge wie der Unterschenkel (Tab. 7). Weiter oben haben wir festgestellt, dass das Bein im Schlüpfmoment ein Differenzierungsgefälle von distal nach proximal hat, die Zehe ist also schon am weitesten entwickelt. Der Tarsus hat dieser Regel entsprechend bei *Charadrius*, *Vanellus*, *Tringa* und *Recurvirostra* grössere Vermehrungsfaktoren als die Zehe und kleinere als der Unterschenkel. Bei *Himantopus*, *Burhinus* und *Glareola* dagegen besitzt der Tarsus den grösseren Vermehrungsfaktor als der Unterschenkel.

Tabelle 7.

Prozentualer Anteil der Glieder an der Totallänge des Beines.

	Unterschenkel	Tarsus	Zehe
Ch. alexandrinus	47,1	33,5	19,4
V. vanellus	48,3	32,5	19,2
T. totanus	44	34,4	21,6
H. himantopus	44,2	41,2	14,6
R. avosetta	47	36	17
B. oedicnemus	46,6	36,9	16,5
G. pratincola	45	32,5	22,5

Allgemein gilt die Regel, dass die Wachstumszeit für den Unterschenkel meist etwas länger oder mindestens gleich lang ist wie für den Lauf. Während des Wachstums haben die Kurven des Unterschenkels einen steileren Verlauf und gehen kurz vor Erreichen der Endgrösse innerhalb weniger Tage in die Waagrechte über. Beim Tarsus verläuft das Wachstum gemächlicher, es tritt eine allmähliche Verflachung der Kurve ein bis zum Erreichen der Horizontalen (Fig. 15).

Triel und Brachschwalbe haben einen veränderten Ontogenesemodus (s. S. 724) und stehen systematisch den übrigen Formen ferner. Nur *Himantopus* hat für den Tarsus einen ähnlichen Verlauf wie für den Unterschenkel. Die Verlängerung des Beines beruht auf längerem und rascherem Wachsen innerhalb der artgemässen postembryonalen Gesamtwachstumsdauer (die gegenüber anderen Arten gleicher Grösse nicht verlängert ist, wie schon oben auf Seite 729 dargelegt).

Der Unterschenkel ist weniger verlängerungsfähig als der Lauf, da er schon im typischen Wachstumsverlauf der Gruppe einen grösseren Anteil seines Aufbaus während der Postembryonalzeit zu leisten hat.

c) *Intensivierung der Brutpflege als des elterlichen Beitrags an der Ontogenese (Nesthockertendenz).*

Die Gruppe der Limicolen umfasst typische Nestflüchter, wie wir schon dargelegt haben, bei denen sich die Leistung der Eltern auf Führen und Wärmen beschränkt. Bei Familien, die den Limicolen nahestehen, ist die elterliche Fürsorge gesteigert und die Abhängigkeit der Jungen vergrössert.

Beim Triel liefern die Eltern, speziell in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen der Jungen, die gesamte Nahrung, die meist aus Landinsekten besteht. Die Jungen sind anfangs weniger geschickt auf ihren Beinen, als es die Limicolen im engern Sinne schon gleich nach dem Schlüpfen sind. Bei Hunger machen sich die jungen Triele bemerkbar, um von den Eltern Futter vorgelegt zu bekommen. Zu einem eigentlichen Betteln wie bei den Seeschwalben kommt es jedoch nicht. Früh schon beginnen die Trielküken nach Gegenständen in ihrer Umgebung zu picken und sie auf ihre Fressbarkeit zu untersuchen (STEMMLER 1945, v. FRISCH 1959).

Noch weiter abgewandelt vom Nestflüchterzustand als der Triel ist die Brachschwalbe. Als spezialisierte Flugjäger müssen die Eltern die Jungen lange mit Nahrung versorgen, denn diese sind erst dann im Stande, sich selbständig zur Genüge zu ernähren, wenn sie vollständig flugfähig sind. Auf das intensive Bettelverhalten erhalten die Jungen das Futter in den Rachen gestopft, und erst nach Tagen beginnen sie selbst nach fressbaren Gegenständen in der Umgebung zu picken und in Sprüngen fliegende Insekten zu erhaschen (v. FRISCH 1961).

Die Abwandlung wird auch in der Schlüpfproportion sichtbar: das Bein ist kürzer als bei den Limicolen. Kopf und Flügel sind aber relativ länger und übertreffen auch den Unterschenkel deutlich (Fig. 4).

Die hier von Triel und Brachschwalbe eingeschlagene Evolutionsrichtung auf eine Nesthockerontogenese zu findet ihre Weiterentwicklung bei Möven und Seeschwalben. Eine engere Beziehung zu den Eltern geht Hand in Hand mit einer grösseren Abhängigkeit der Jungen. Die Intensivierung der Eltern-Kind-Beziehung bildet die Vorbedingung zu den komplexeren Wachstumsweisen, die ihrerseits eine Höherentwicklung ermöglichen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass das höchstentwickelte Zentralnervensystem nur durch kompliziertes allometrisches Wachstum aufgebaut werden kann.

V. DISCUSSION

Bei der phylogenetischen Bewertung der Vögel sind uns die Verhältnisse bei den Reptilien als ursprünglich und primär erschienen. Der bezeichnendste Erwerb der Vögel ist die Ausbildung der Federn. Diese sind die kompliziertesten Hautdifferenzierungen des gesamten Tierreiches. Die Flugfähigkeit erhält durch diese Hautstruktur aus abgestorbenen Zellen ihre grosse Vielfalt und Differenziertheit. Die Vögel sind dadurch gegenüber fliegenden Reptilien und Säugern von der Umwelt viel unabhängiger. Die konstante Körpertemperatur, auch durch den Wärmeschutz des Federkleides ermöglicht, gewährt dieser Klasse auch unter erschwerten Umweltsbedingungen eine weniger eingeschränkte Bewegungsfreiheit. Über die Stammesgeschichte der Feder wissen wir jedoch nichts, da schon die ältesten paläontologischen Funde für *Archaeopteryx* ein vollständiges Federkleid bezeugen. Bessere Möglichkeiten einer phylogenetischen Ordung bildet der Vergleich der Ontogenesen.

Als reptilienähnlichste Ontogenese haben wir die Megapodidenentwicklung bewertet. Schon beim Schlüpfen sind die beiden Extremitätenpaare ungefähr gleich weit entwickelt, und beide dienen schon ihrer endgültigen Funktion. Die Wachstumszeit ist lang, da alle Teile gleichzeitig und ungefähr gleichmässig zunehmen.

Dieser Entwicklung steht die der Singvögel als anderes Extrem gegenüber: Die komplexe Nesthockerontogenese mit sehr kurzer

Entwicklungszeit, Reduktion des Dunenkleides, temporärer Versenkung von Federanlagen und transitorischen Verschlüssen der Fernsinnesorgane zeichnen diese Gruppe aus. Diese Ontogeneseform wird ermöglicht durch eine starke Verschränkung der Instinkte von Altvogel und Sprössling. Die Flugfähigkeit wird im Laufe der Postembryonalzeit spät erworben, die Extremitäten weisen keine extremen Bildungen auf. Im Zusammenhang mit der Verkürzung der Entwicklungszeit wachsen die Organe stark allometrisch. Zur Zeit des Ausschlüpfens ist das Zentralnervensystem im Wachstum stark zurückgesetzt, der Darm ist überentwickelt, denn er muss die grossen Nahrungsmengen verarbeiten können, die durch die Altvögel herbeigebracht werden. Dieser gesteigerten Verarbeitung sind Vorrichtungen beigegeben, die der lebenswichtigen Nesthygiene dienen, an der sich wieder Alt- und Jungvogel gemeinsam beteiligen. Die Verdauungsprodukte werden sauber verpackt in einer Gallerthülle ausgeschieden und von den Eltern verschluckt oder vom Neste weggetragen. Gegen Ende der Wachstumszeit tritt ein starkes Übergewicht auf, das für die diskontinuierliche Entwicklung charakteristisch ist.

Zwischen diesen beiden Extremen ordnen sich alle anderen Wachstumsweisen ein, die in den verschiedenen gruppentypischen evolutiven Entwicklungen entstanden sind. Um die Etappen der stammesgeschichtlichen Entwicklung der komplexeren und höher differenzierten Form zu rekonstruieren, müssen wir versuchen, die morphologische Wertigkeit der verschiedenen Erwerbungen zu bestimmen. Die Möglichkeiten der Deutung der evolutiven Erscheinungen sind hauptsächlich durch Vergleich dieser Erscheinungen selbst zu gewinnen. Die Berücksichtigung einer möglichst grossen Anzahl von Tatsachen vergrössert die Aussagemöglichkeit.

Aus den individuell vom Schlüpfmoment an unabhängigen Formen muss der späte Zustand der innigen Verflechtung der Bedürfnisse der Jungen und Leistungen der Eltern hervorgegangen sein, denn gerade bei hoch cerebralisierten Vögeln ist auch die Abhängigkeit der Brut am grössten. Jeder Grad steigender Unselbständigkeit findet seine Entsprechung im instinktiven Verhalten der Eltern. Die Ontogenesen der Zwischenformen entsprechen diesem Evolutionsvorgang nicht etwa in einer linearen Stufung, denn die einzelnen Formen haben eigene gruppentypische Bildungen verwirklicht, die mehr auf eine Spezialisation gerichtet sind.

Wir wollen hier versuchen, auf Grund des gesamten Tatsachenmaterials einen Überblick über die mögliche Evolution der Vogelontogenese zu erhalten.

Der Abbau der Selbständigkeit der Küken hat zweifellos mit der Aufgabe der sofortigen Flugfähigkeit begonnen. Das erste Federkleid wurde zu Dunen umgestaltet. Diesen kommt also sekundäre Wertigkeit zu. Die Vorderextremitäten werden gegen Ende der Embryonalzeit zurückgedämmt und die Beine etwas stärker gefördert. Die Länge des Flügelskelettes erreicht nur noch ungefähr Unterschenkellänge. Die Flügel können erst nach einigen Tagen zur Locomotion gebraucht werden. Der elterliche Beitrag an die Entwicklung ist grösser geworden: Die Eier werden bebrütet und die ausgeschlüpften Jungen gewärmt. Auch die Führung in der Postembryonalzeit übernehmen die Altvögel. Dieser Grad der Beziehung entspricht etwa den Nestflüchtern vom Phasianidentyp.

In einer nächsten Etappe trat eine intensivere Bindung an den Nistort auf, das Dunenkleid wurde beibehalten. Auf ihren Beinen konnten sich die Jungen immer noch sogleich nach dem Schlüpfen fortbewegen, doch längere Strecken wurden nicht mehr bewältigt, da die Eltern das Futter herbeibrachten. Die Flügel wachsen noch stärker allometrisch, die ersten erfolgreichen Flugversuche können erst gegen Ende der Postembryonalzeit unternommen werden. Die Leistungen der Eltern erstrecken sich auf brüten, füttern und wärmen. Die ganze Ernährung wird durch sie besorgt; das Futter wird entweder vorgelegt oder im Schnabel hingehalten. Die Brut wird gegen Feinde intensiv verteidigt, und bei den Jungen ist der Instinkt ausgebildet, sich bei Gefahr zu drücken.

Bei der Schlüpfproportion sind Kopf und Flügel länger als der Unterschenkel, das Bein ist noch nestflüchterlang.

Im Laufe der Evolution wurde die Bindung ans Nest stärker, die frühe Gehfähigkeit wird nicht mehr benötigt, und das Beinwachstum wird aufgeschoben. Immer noch bildet das Dunenkleid Schutz vor Abkühlung bis zum Erscheinen der Konturfedern. Die Organe wachsen allometrisch wie die Extremitäten. Die Nester werden nicht mehr am Boden, sondern auf Bäumen oder an geschützten Orten gebaut. Sie sind noch von ziemlich primitiver Konstruktion, etwa lose zusammengefügte Zweige. Das Futter wird den Jungen vorgehalten, oder diese holen es aus dem Schnabel der Eltern. Die Nestlinge betteln bei Hunger intensiv. Die Schlüpfpro-

portionen sind dadurch ausgezeichnet, dass die Beine, verglichen mit der Körperlänge, sehr kurz sind. Gegen Ende der Ontogenese tritt ein relativ geringes postembryonales Übergewicht auf, das durch das allometrische Wachstum der inneren Organe verursacht wird und mit dem Übergang zur selbständigen Ernährung wieder verschwindet.

In einer nächsten Stufe wurde der Nestling noch unselbständiger. Die Schlüpfproportionen sind nicht verändert gegenüber der letzten Form. Der Schlüpfmoment ist weiter vorverlegt, die Fernsinnesorgane sind durch transitorische Verschlüsse geschützt. Das Dunenkleid wird reduziert, und die Konturfedern treten spät hervor. Das Organwachstum ist verglichen mit den Nestflüchtern sehr unharmonisch. Während der langen Nestlingszeit erhalten die Jungen ihre Nahrung in den Schnabel gestopft. Ein reicherer und differenzierterer Nestbau erhöht den Schutz der Jungen vor Feinden und vor Abkühlung. Instinkte der Nesthygiene werden sichtbar. Gegen Ende der Postembryonalzeit tritt deutlich ein Übergewicht auf.

Die höchste Stufe dieser Reihe erhält zur letzten Form nur noch wenige Neubildungen: Als weitere Organe des Sperrverhaltens werden zusätzlich zum Schnabelwulst auffällige Rachenfärbungen mit ebenfalls farbiggetönten Papillen ausgebildet. Das Verhalten wird spezifischer, nur bei diesen höchsten Formen wird die Nesthygiene durch Wegtragen des Kotes gewährleistet. Verstärktes allometrisches Wachstum ermöglicht eine weitere Verkürzung der Entwicklungszeit und die starke Hirnentwicklung der höchsten Cerebralisationsstufe. Wie immer wieder betont wurde, ist die höchste Gehirnform nur bei Formen möglich, die auch eine extreme Nesthockerontogenese haben.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird die Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln in der Postembryonalzeit studiert. Der Schlüpfmoment wurde bei einer grösseren Zahl von Vogelgruppen untersucht, die Ausformung der Adultgestalt während der Postembryonalzeit dagegen bei einer engeren systematischen Einheit dargestellt.

1. Bei Vögeln aus systematisch sich fernstehenden Gruppen wurden die Proportionen beim Ausschlüpfen aus dem Ei verglichen.

Die Fragestellung gilt vor allem der Entwicklung in einem terrestrischen Ei, im Gegensatz zu den ganz andern Entwicklungsbedingungen des Säugerkeimes. Höchste Bedeutung kommt in diesem Zusammenhang der Ontogenese zu. Nesthocker wie Nestflüchter besitzen typische Schlüpfproportionen, die den beiden Typen ungeachtet ihrer Adultgestalt zuzuordnen sind. Die Übergangsformen zwischen diesen Extremen zeigen ihre Mittelstellung auch in der Schlüpfproportion an.

Die Kriterien wurden durch Vergleich der Körperlänge mit den Längen von Bein, Arm und Kopf gewonnen. Der relativen Beinlänge kommt die grösste Bedeutung zu, da die Hinterextremitäten bei Nestflüchtern schon früh in Funktion treten müssen. Die Embryonalentwicklung verhält sich gegenüber Abänderungen der Adultgestalt konservativ.

2. Der Verlauf der postembryonalen Umgestaltung wurde bei den Limicolen, vor allem in bezug auf das Extremitätenwachstum, eingehender untersucht. Dabei wurden drei voneinander unabhängige evolutive Tendenzen festgestellt:

a) Die Abnahme der gruppentypischen Artgrösse konnte in mehreren Fällen nachgewiesen werden.

b) Die Extremitäten können einer starken Verlängerung unterzogen werden.

c) Die erhöhte Abhängigkeit der Jungvögel durch Steigerung des elterlichen Beitrags an die Entwicklung der Nachkommen führt von Nestflüchtern zu Formen mit typischer Platzhocker-Entwicklung. Der Begriff „Platzhocker" wird neugefasst (s. Seite 705).

RÉSUMÉ

Cette étude traite de la croissance des extrémités chez les oiseaux pendant la période postembryonnaire. Nous étudions les conditions spéciales que présente le développement dans un oeuf terrestre, entièrement différentes de celles de la genèse des mammifères.

Pour les oiseaux à ontogenèse fortement variée, les proportions sont déterminées au moment de l'éclosion. Nidifuges et nidicoles se distinguent à l'éclosion par des proportions typiques qui ne sont pas en relation avec leur apparence adulte.

Les fortes différences de longueur des membres qui s'observent assez fréquemment chez des oiseaux de plusieurs groupes systématiques sont avant tout le résultat de la croissance post-embryonnaire.

De toutes les dimensions mesurées, celles de l'extrémité postérieure correspondent le plus au mode de développement car, chez les nidifuges, les membres postérieurs fonctionnent tout de suite après la naissance.

Au cours de ces recherches j'ai remarqué trois tendances évolutives indépendantes entre elles et qui se retrouvent dans le développement postembryonnaire:

a) dans plusieurs cas notre analyse fournit des arguments pour une diminution de la taille adulte pendant la phylogenèse.

b) le développement embryonnaire étant conservateur pour les proportions, l'allongement extrème des membres postérieurs ainsi que du bec et du cou est réalisé pendant la période postembryonnaire.

c) La dépendance croissante des jeunes oiseaux envers les parents conduit, en partant du type nidifuge, à une forme de « nidifuge sessile » (« Platzhocker » des auteurs allemands). Cette notion est précisée (p. 705).

SUMMARY

Development of the body proportions of birds has been investigated in the post-embryonic stage. Freshly hatched specimens representing a large number of different bird groups have been examined, but the main study is concerned with a narrow taxonomic unit.

1. A comparative study has been made of the proportion of freshly hatched birds from widely separated taxa.

The problem is essentially one of differences between ontogeny within an egg as compared to that of mammals. On hatching,

nidicolous and nidifugous species already show typical proportions which are referable to the corresponding adult types. Intermediate forms also show intermediate characteristics on hatching.

Terms of reference were obtained by comparing body-length with length of limbs and head. Relative leg-length is very important especially in nidifugous species whose hind-limbs must function early. Development of the embryo appears conservative when compared with the changements of the adult type.

2. Post-embryonic development especially as regards growth of limbs is more clousely investigated in shore-birds. Evidence has been found of three independent evolutionary trends:

a) In numerous cases, reduction of the size characteristic for the group.

b) The limbs are able to undergo marked lengthening.

c) Increased dependency of young birds due to increasing parental care leads from nidifugous types to terricolous types (Platzhocker). The terricolous-type concept is reviewed (p. 705).

LITERATURVERZEICHNIS

Becker, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. r. und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervögel.* Rev. suisse Zool. 66: 411-527.

Burckhardt, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker.* Rev. suisse Zool. 61: 551-633.

Dinnendahl, L. und Kramer, G. 1957. *Über grössenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möven.* Journal f. Ornith. 98.

Franz, V. 1924. *Geschichte der Organismen.* Verlag Gustav Fischer, Jena.

von Frisch, O. 1959. *Zur Jugendentwicklung, Brutbiologie und vergleichenden Ethologie der Limicolen.* Zeitschr. f. Tierpsychologie, 16: 545-583.

— 1961. *Zur Jugendentwicklung und Ethologie des Stelzenläufers und der Brachschwalbe.* Zeitschr. f. Tierpsychologie, 18: 67-70.

Gerber, A. 1937. *Embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. suisse Zool. 46: 161-324.

Heinroth, O. 1922. *Die Beziehung zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer.* Journal f. Ornith. 70: 172-285.

— und M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin. 4 Bde.

Kramer, G. 1953. *Über Wachstum und Entwicklung der Vögel.* Journal f. Ornith. 94: 194-199.

— 1959. *Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums.* Zoolog. Anzeiger, 162: 243-255.

Latimer, H. B. 1925. *Postnatal Growth of the Body, Systems and Organs of the Single-Comb White Leghorn Chicken.* Journ. of Agricultural Research, 29: 363-399.

Maschlanka, H. 1954. *Proportionsmessungen an Silbermöven.* Zool. Jb. Physiol. 65: 209-218.

Meunier, K. 1959. *Die Allometrie des Vogelflügels.* Zts. f. Wissenschaftl. Zool. 161: 444-482.

— 1959. *Die Grössenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln.* Zts. für Wissenschaftl. Zool. 162:328-355.

Müller, M. 1948. *Tagebuchnotizen über die Aufzucht einer Brachschwalbe.* Ornith. Beob. 45: 114-121.

Peters, H. M. und Müller, R. 1951. *Die junge Silbermöve als Platzhocker.* Die Vogelwarte, 16: 62-69.

Portmann, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheoretica, Ser. A, 1: 59-90.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, 138-151. Basel, Birkhäuser-Verlag.

— 1959. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.* 2. Aufl. Basel, Verlag Benno Schwabe.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Medizin. Grundlagenforschung, IV: 1-62. Verlag Thieme, Stuttgart.

Remane, A. 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik.* Leipzig, Akadem. Verlagsgesellschaft.

Schaub, S. 1907. *Die Postembryonalentwicklung der Ardeidae.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie, Jena, 25: 305-344.

Stemmler, C. 1945. *Beobachtungen bei der Aufzucht junger Triele.* Vögel der Heimat, 10: 1-7.

Stresemann, E. 1927-34. *Aves*, in Kükenthal, Handbuch der Zoologie, Bd. VII. Berlin.

Sutter, E. 1943. *Über das embryonale und postembryonale Gehirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Naturforschd. Gesellsch. 75 (1): 110 pp.

— 1951. *Growth and Differentiation of the Brain of nidifugous and nidicolous birds.* X. Ornithol. Congress Uppsala, 636-644.

Wackernagel, H. 1959. *Ein Bruterfolg beim Chilenischen Flamingo im Zoologischen Garten Basel.* Der Ornithologische Beobachter, 56: 33-40.